

**Untersuchungen zur Periodik der Lichtorientierung
und Aktivität bei Euplanaria gonocephala Duges
(Tricladida)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von
Eberhard May aus Dresden

Göttingen 1966



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**Untersuchungen zur Periodik der Lichtorientierung
und Aktivität bei Euplanaria gonocephala Duges
(Tricladida)**

DISSERTATION

zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität
zu Göttingen

vorgelegt von
Eberhard May aus Dresden

Göttingen 1966



D: 7

Referent : Prof. Dr. G. Birukow

Korreferent: Prof. Dr. P. Ax

Tag der mündlichen Prüfung: 29. 4. 1966

I N H A L T

Einleitung

Versuchstiere und Methoden

1. Beschaffung der Versuchstiere
2. Haltung der Versuchstiere
3. Versuchsmethoden
4. Auswertung und statistische Erwägungen

Befunde

1. Freilandbeobachtungen
2. Versuche zur phototaktischen Orientierung im gerichteten Lichtreizfeld ohne Beleuchtungsgefälle
 - 2.1. Voruntersuchungen
 - 2.2. Die Abhängigkeit der negativen Phototaxis vom Lichteinfallswinkel
 - 2.3. Die negative Phototaxis im 12/12-Stunden-Kunsttag
 - 2.4. Die negative Phototaxis im phasenverkehrten Tag
 - 2.5. Die negative Phototaxis im 2/22-Stunden-Kunsttag (extremer Kurztag)
 - 2.6. Die negative Phototaxis unter konstanten Lichtbedingungen
3. Die lokomotorische Aktivität im Kunsttag
 - 3.1. Die Aktivität im 12/12-Stunden-Tag
 - 3.2. Die Aktivitätsperiodik im Dauerlicht und Dauerdunkel
4. Das Verhalten in der Lichtorgel
 - 4.1. Präferendum und Aktivität im 12/12-stündigen Tag-Nachtwechsel im "direkten" Lichtgefälle

- 4.2. Präferendum und Aktivität bei Dauerlicht mit im 12/12-stündigen Rhythmus wechselnder Intensität
5. Lunarperiodische Schwankungen der Lichtpräferenda
6. Präferendum und Aktivität von Einzeltieren in der "indirekten" (projizierten) Lichtorgel

Erörterung der Befunde

Zusammenfassung

Literaturverzeichnis

Anhang

1. Tabellen
2. Abbildungen

Einleitung

Tagesperiodische Lebensäußerungen sind bisher bei niederen Wirbellosen wenig untersucht worden, obwohl sie gegenüber höher organisierten Lebewesen manche Vorteile versprechen: Ihrem relativ einfachen Bauplan könnte auch eine einfachere "circadiane Organisation" (Pittendrigh 1960) entsprechen.

Als besonders geeignete Objekte für solche Untersuchungen bieten sich die Planarien an, deren Sinnesphysiologie gut erforscht ist. So befassen sich mit den Leistungen der Augen z.B. Taliaferro (1920), Köhler (1932), Merker und Gilbert (1932), Lemke (1938), Bock (1937), Bauers (1953), Henke (1956), Thiemann (1957) und Lotz und Fritz (1963).

In der vorliegenden Arbeit werden besonders die tagesperiodischen Schwankungen der phototaktischen Sensibilität untersucht. Solche Rhythmen fanden Pohl (1948) bei Euglena, Rimet (1960) bei Daphnien, Palmer (1964) bei Winkerkrabben, und für die Insekten wiesen Remmert (1960) beim Sandlaufkäfer und der Hausgrille, Birukow (1962) für den Kornkäfer und Rensing (1965) für Wasserwanzen diurnale Änderungen im phototaktischen Verhalten nach. Außerdem interessierte die lokomotorische Aktivitätsperiodik und schließlich der Zusammenhang zwischen diesen beiden Verhaltensweisen und dem Helligkeitspräferenzendum.

Ein Vergleich dieser rhythmischen Erscheinungen versprach Einblicke in die "Physiologische Uhr" (Bünning) der Strudelwürmer und sollte auch dazu dienen, die Gültig-

keit der von Pittendrigh und Bruce (1957), Aschoff (1959),
Aschoff und Wever (1962), Wever (1962, 1963, 1964) u.a.
entwickelten Modellvorstellungen bei einem Vertreter der
niederen Wirbellosen zu überprüfen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. G.
Birukow, danke ich für die Überlassung des Themas, seine
Hilfsbereitschaft und das Interesse, das er dem Fortgang
meiner Untersuchungen entgegenbrachte.

Versuchstiere und Methoden

1. Beschaffung der Versuchstiere.

Bekanntlich kommt die Art Euplanaria gonocephala in allen sauberen, fließenden und nicht zu breiten Gewässern unserer Gegenden vor. Für mich war entscheidend, daß ich einen ausreichend zugänglichen Fundplatz hatte, an dem mir stets genügend Tiermaterial sicher war. Als der nächstliegende bot sich der Rein (in Reinhausen bei Göttingen) an, ein klares, kalk- und magnesiumreiches Gewässer von geringer Breite und Tiefe und nur mittlerer Strömungsgeschwindigkeit. Mehrere Autoren (z.B. Hess 1930, Reynoldson 1958) haben eine Abhängigkeit der Häufigkeit und des Sauerstoffverbrauches der Tricladen vom Salzgehalt (besonders Ca, Mg) beschrieben. Wegen einer zu erwartenden ökologischen Adaptation sollte daher für fortlaufende Versuche neues Tiermaterial möglichst aus dem gleichen Gewässer stammen.

Gesammelt wurden Tiere aller Alters- und Größenklassen ebenso wie Ekokons. Frischfänge holte ich zu allen Jahreszeiten.

2. Haltung der Versuchstiere.

Vor den Versuchen untersuchte ich die Tiere mit dem Binokular mikroskopisch auf Augenmißbildungen und sonstige körperliche Mängel. Häufig kommen überzählige Augen vor. Ebenso treten nicht selten einäugige, in zwei Fällen sogar augenlose (ohne Pigmentbecher?) Tiere auf. Die Augenanzahl muß beim Orientierungsversuch ebenso wie bei der Aktivitätsperiodik berücksichtigt werden. Leben viele Tiere auf engem Raum zusammen, so kann es zu Verletzungen kommen; bei der

Regeneration des Vorderrandes können überzählige Augen gebildet werden (Kanatani 1957). Unter den Frischfängen zeigten 30 bis 50 Prozent aller Tiere Augenmißbildungen. Aus diesem Grunde hielt ich in Vorrats-Glasgefäßen mit 400 ml Wasser höchstens 25 Versuchstiere. Andere Versuchsgefäße waren durchsichtige, rechteckige Plastikkästen, die bei einer Wasserstandshöhe von ca. 2,5 bis 3 cm 50 ml Wasser enthielten; darin befanden sich je 1 bis 5 Tiere. Das Wasser war immer gewöhnliches Göttinger Leitungswasser, das besonders kalkreich ist. Die Haltungsgefäße standen in fließendem Leitungswasser, das durch einen zwischengeschalteten Thermostaten auf $17^{\circ} + 0,5^{\circ}\text{C}$ dauerhaft vortemperiert war. Die Temperatur beeinflußt die Kriechgeschwindigkeit (Aktivität?), sowie den Stoffwechsel (Bläsing 1953, Schlieper 1952). Außerdem ist ein Temperaturpräferendum zwischen 12 und 15°C von Bläsing (1953) beschrieben worden. Die gleiche Autorin fand, daß eine Dauerhaltung im Winter bei höchstens $22,5^{\circ}\text{C}$, im Sommer bei bis 25°C möglich ist. Die Fortpflanzung erfolgt bei über 12°C .

Einen Wasserwechsel führte ich in Zeitabständen von zwei bis drei Monaten durch. Die geringe Verdunstung -die Versuchstiere waren mit durchsichtigem Material abgedeckt- glich ich durch Nachfüllen mit abgestandenem, vortemperiertem Wasser aus. Auf diese Weise sollte möglichst über eine lange Zeitdauer ein einigermaßen konstanter O_2 -Partialdruck erhalten bleiben.

In meinen Haltungs- und Versuchsgefäßen beobachtete ich das ganze Jahr über ziemlich gleichmäßig häufig Kokonablagen; ebenso gelang die Aufzucht regelmäßig. Allerdings erreichten

die aufgezogenen Tiere nicht die Optimalgröße der Frischfänge. Das kann auf den geringen O_2 -Gehalt in den kleinen Behältern zurückzuführen sein. Auf eine mechanische Durchlüftung der Gefäße verzichtete ich vor allem wegen der dabei auftretenden Strömung, da die Tiere in der Versuchsarera (vgl. unten S. 6) möglichst die gleichen Verhältnisse wie bei der Dauerhaltung vorfinden sollten.

Im wesentlichen bilden der O_2 -Partialdruck, der Chemismus des Wassers, die Wassertemperatur, die Strömungsgeschwindigkeit und die Beleuchtung den ökologisch bedeutsamen Faktorenkomplex für die Bachplanarie. Für jeden dieser Faktoren kann man ein Präferendum fordern und diese Präferenda zusammen als den "Ökotyp" der Tiere definieren. Ebenso wichtig ist die Ernährung; häufig wurde mit roher Leber gefüttert (Bläsing 1953). Greenberg und Schmidt (1936) untersuchten die Wachstumsrate von Planaria maculata bei verschiedenartiger Fütterung. Bei Fütterung mit frischer Leber wuchsen die Tiere weit schneller als bei Rindfleischkost. Außer Leber gab ich versuchsweise Bachröhrenwürmer (Tubifex spec.), die klein geschnitten gut angenommen wurden. Am besten eignete sich aber Gammarus pulex, der neben Wasserinsekten der wichtigste Nahrungslieferant in unserer Gegend sein dürfte. Dieses Futter bevorzugten meine Tiere fast immer gegenüber Rindfleisch und auch roher Leber. Neben der einfachen Dosierungsmöglichkeit bietet diese Nahrung auch den Vorteil, daß man die Behälter leicht von Futterrückständen reinigen kann. Die Planarien fütterte ich in Abständen von 3-6 Tagen bis zur Sättigung. Die Futtertiere holte ich stets frisch von der Planarienfundstelle und hielt sie einige Zeit in einem Vorratsgefäß.

Futterrückstände und Exkremente entfernte ich durch Absaugen mit einer Pipette. Da von den Krebsen nur die Skelettschalen zurückblieben und diese von mir eine halbe Stunde nach Fütterung entfernt wurden, erübrigte sich ein Wasserwechsel nach jeder Fütterung.

3. Versuchsmethoden.

3.1. Methode zur Untersuchung der phototaktischen Orientierung zu verschiedenen Tageszeiten.

Die Orientierung im Lichtreizfeld prüfte ich mit Hilfe einer kreisförmigen Arena, in deren Zentrum ich die Tiere mit ihrer Körperachse quer zur Lichtrichtung einsetzte. Danach hatten die Tiere die Möglichkeit einer bestimmten Winkelwahl zur Lichtquelle während des Laufes (vergl. auch Birukow 1962). Diese Winkelwahl registrierte ich durch direkte Beobachtung nach drei, fünf und sieben cm Kriechstrecke. Die Laufarena selbst bestand aus einer planen Astraloschale mit einer Randhöhe von 2 mm und befand sich in einem weiteren Gefäß, welches mit dem gleichen Wasser auf 17°C vortemperiert wurde, das auch die Haltungsgefäße umspülte. Mit einer Dosenlibelle und drei Stellschrauben korrigierte ich vor jeder Versuchsserie die genaue Planlage der Arena; nach Bock (1937) nimmt Euplanaria gonocephala eine Licht Rückenstellung zwischen zwei Glasplatten ein.

Um eine möglichst gleichmäßige Ausleuchtung der Arenafläche zu erreichen, benutzte ich als Lichtquelle einen Kleinbildprojektor Typ Leitz-Prado 500, dessen Lichtstärke durch einen vorgeschalteten Schiebewiderstand so weit gedrosselt war, daß in einem Abstand von 1,30 m noch eine Beleuchtungsstärke von ca. 2000 lx herrschte. Das

Licht fiel in die Arenamitte unter einem Einfallswinkel von 30° ein. Nur das Arenafeld selbst war im Versuch beleuchtet, die Randstrahlen wurden ausgeblendet (Abb. 1). Die Tiere liefen einzeln und wurden nie zweimal hintereinander verwendet. Nach jedem Lauf verwischte ich mit einem Pinsel die Schleimspur.

3.2. Einfluß des Lichteinfallswinkels auf die Phototaxis.

Für die Untersuchung der Wirkung des Lichteinfallswinkels auf die negativ-phototaktische Orientierung verwendete ich die unter 3.1. beschriebene Arena, jedoch zwei andere Lichtquellen: 1). Eine 40 W-Osram-Glühlampe (die Beleuchtungsstärken auf der Arena gibt die Abb. 7 wieder); 2). Parallelstrahliges Licht einer Lichtreiz-Apparatur, die Birukow (1962) bei Orientierungsversuchen an *Calandra* benutzte (Xenon-Hochdrucklampe XBO 1001). Die Lichtquelle wurde durch Schwenkarme halbkreisförmig über der Arenafläche bewegt.

3.3. Aktivitätsuntersuchungen.

Die Aktivität maß ich mit drei verschiedenen, im Prinzip vergleichbaren Methoden: 1). In den Thermokammern, in denen die Tiere für die Phototaxisversuche gehalten wurden, ebenso wie in der "direkten Lichtorgel", (vgl. unter S. 33 zählte ich alle zwei Stunden den Anteil an aktiven Tieren aus und rechnete die Prozente aus. 2). In der "indirekten Lichtorgel" (vgl. weiter unter S.44) diente mir die photographisch registrierte Häufigkeit der Ortsveränderungen eines Einzeltieres innerhalb von zwei Stunden als Maßzahl für die Aktivitätsmenge in dieser Zeiteinheit. Auf jedem

der halbstündlich aufgenommenen Bilder der Robot-Kamera war zu sehen, ob gegenüber dem vorhergehenden Bild eine Ortsveränderung stattgefunden hatte: bewegte sich das Tier während der zwei Stunden gar nicht, so ordnete ich es der Klasse 0 zu, bei einmaligem Ortswechsel der Klasse 25, bei zweimaligem der Klasse 50 usw.. So konnte ich die Klassen 0, 25, 50, 75 und 100 Prozent für die Bezeichnung der Aktivitätsmengen benutzen. 3). Für die Untersuchung der Aktivität von Einzeltieren während der Dunkelzeit im künstlichen Hell-Dunkel-Wechsel und im Dauerdunkel wurde eine Infrarot-Meß-Schreibapparatur konstruiert (Abb. 2). Nach Marriott (1958), reagiert Dendrocoelum lacteum nicht auf Infrarot; wahrscheinlich verhält sich Euplanaria ebenso. Lotz und Fritz (1963) fanden, daß Euplanaria gonocephala Strahlungsanteile von mehr als 630 nm meidet, wenn ihr etwas kurzwelligeres energiegeliches Licht zur Wahl geboten wird, obwohl sie bei mehreren kürzeren zur Wahl stehenden Wellenlängen immer den langwelligeren Bereich als Aufenthaltsort bevorzugt. Es wird sogar von einem wellenlängenspezifischen Präferendum gesprochen. Man kann daher annehmen, daß auch E. gonocephala infrarotes Licht nicht wahrnimmt, zumal sie völlige Dunkelheit meidet, wenn ihr schwaches Licht geboten wird (Bauers 1953).¹⁾

Das Funktionsprinzip der Apparatur kann hier nur skizziert werden (Abb. 2). Nur der Infrarotanteil einer Lichtquelle erreichte das Versuchsgefäß mit dem darin be-

1) Für die Konstruktion dieser Apparatur mit Ausnahme des Versuchsgefäßes danke ich Herrn Professor Dr.F.W.Schlote.

findlichen Tier. Das Gefäß war eine 5 cm lange und 1 cm breite durchsichtige mit Wasser gefüllte Plastikrinne, die wiederum in einem Wasserbehälter stand, dessen Wasseroberfläche bis auf den Platz für das Versuchsgefäß gegen die Verdunstung abgedeckt war. Mit Nylongaze überklebte Löcher stellten die Verbindung des Wassers des Versuchsgefäßes mit dem des Wasserbehälters her. Dadurch blieb das Wasserniveau im Versuchsgefäß mehrere Wochen lang praktisch konstant. Um das Entweichen der Tiere auf ein Mindestmaß zu beschränken, wurde der Rand des Versuchsgefäßes durch senkrechte mit reiner Vaseline bestrichene Plastikwände um 0,5 cm erhöht. Die Wände des Wasserbehälters bestanden aus einem rechteckigen Zinkrohrsystem, in dem auf 17°C vortemperiertes Kühlwasser zirkulierte. Der Boden des Wasserbehälters bestand aus Glas. Um die Wasserverdunstung noch weiter herabzusetzen, deckte ich den Wasserbehälter bis auf kleine Luftlöcher mit einer Glasplatte ab. Die gesamte Bodenplatte des Wasserbehälters war mit schwarzer Pappe verkleidet, die nur einen 0,5 cm breiten und 1 cm langen Spalt genau in der Mitte unterhalb des Versuchsgefäßes für den Lichtdurchlaß freiließ. Im Versuchsgefäß konnte das Versuchstier nur in der Rinne hin und her laufen, wobei es den Lichtspalt durchqueren mußte. Dadurch wurde die durchgelassene Lichtmenge verändert (Prinzip der Lichtwippe). Ein optisches System bildete den Spalt unterhalb auf der infrarot-empfindlichen Meßzelle ab. Ein elektronisches Verstärkersystem gestattete die kontinuierliche Messung der durchgelassenen Lichtmenge und deren Registrierung mit einem Direktschreiber (Hartmann u. Braun).

Neben der infraroten Dauerbeleuchtung konnte eine Zusatzlichtquelle wirken, ohne daß dadurch der Zeigerausschlag des Meßgerätes merklich beeinflußt wurde, so daß man mit der gleichen Apparatur die Aktivität in Tag-Nacht-Wechsel registrieren konnte. Da die Meßwerte kontinuierlich geschrieben wurden, war die Darstellung der Aktivitätsmengen in beliebigen Zeitklassen möglich.

3.4. Die "Lichtorgel"

Bei der Konstruktion der ersten Lichtorgel (Abb.3a) folgte ich der Arbeit von Bauers (1953). Der Autor hatte erreichen wollen, daß die Tiere die Richtung der Beleuchtung in der Lichtorgel nicht wahrnehmen konnten. Daher brachte er am Anfang des Laufganges die Leuchtkörper seitlich und oben an. Die Wirkung der Lichtrichtung ist jedoch damit keinesfalls ausgeschaltet, da das Beleuchtungsgefälle hier lediglich durch den Abstand von den Lichtquellen zustande kommt. Bestenfalls kann man hier von einer Vermischung dreier geringfügig von einander abweichender Lichtrichtungen sprechen. Das gleiche leistet im Prinzip eine Glühbirne am Anfang eines Laufganges direkt vor diesem. So baute ich einen 1,50 m langen Laufgang, dessen weiße Bodenfläche mit Längenmarkierungen versehen war. Auf dieser Bodenfläche stand der durchsichtige 10 cm breite und 1,50 m lange Versuchsbehälter aus Plastik, dessen Randhöhe 1 cm betrug. Laufgang und Versuchsbehälter standen in einem langen Zinkgefäß, welches das Kühlwasser (17°C) enthielt und das dauernd zu- und abfloß. In diesem Versuchsgefäß konnten dauernd bis 100 Tiere leben und sich dort auch fortpflanzen. Im Abstand von 30 cm vor dem Laufgang befand

sich eine mattierte Glühbirne. Zwischen Laufgang und Glühbirne schaltete ich ein Wärmefilter (5 cm starker Wasserbehälter, dessen Oberfläche zum Schutz gegen Verdunstung mit reiner Vaseline bedeckt war). Dieses Wärmefilter wurde ebenfalls von Kühlwasser umspült. Hinter dem Wärmefilter sorgte eine Opalscheibe und dahinter im gleichen Abstand noch eine Mattscheibe für eine gute Streuung des Lichtes und damit für eine gleichmäßige Ausleuchtung quer zur Lauffläche. Zur Verstärkung des Beleuchtungsabfalles benutzte ich eine Zwischenblende. Durch Verschiebung der Zwischenblende, der Lichtquelle oder durch deren Intensitätsänderung ließ sich der Beleuchtungsabfall variieren.

Lichtgefälle lassen sich auch durch die Projektion eines Graukeiles oder einer Grauleiter direkt auf die Lauffläche der Tiere erreichen. Mit der "projizierten Lichtorgel" wollte ich den Tieren eine Folge gleichlanger Strecken mit gleichem Helligkeitsabfall bieten. Dieser Plan scheiterte an der schwer zu berechnenden und nicht genügend ausschaltbaren Raumreflexion in der kleinen Thermokammer. So stellte ich, ebenso wie in der "direkten Lichtorgel", die Häufigkeitsverteilung der Tiere pro Flächeneinheit von Lichtklassen gleichen Helligkeitsabstandes dar. Bei der Konstruktion der Apparatur war weiterhin anzustreben, daß möglichst viele einzeln gehaltene Tiere unter gleichen Bedingungen gemeinsam registriert werden konnten; bei der photographischen Registrierung mußte außerdem die Orientierungsfläche relativ klein sein, damit alle Planarien zugleich erfaßt werden konnten. Sie mußte andererseits ein ausreichend starkes Beleuchtungsgefälle bieten. Dies

war am besten mittels der Projektion zu erreichen. Die Grenze für die Stärke des Beleuchtungsgefälles ist hier ebenfalls einzig und allein durch die Raumreflexion gesetzt. Als Lichtquelle verwendete ich wieder einen Leitz-Prado 500, dessen Lichtaustritt durch einen vorgeschalteten Schiebewiderstand gedrosselt wurde. Das Bild wurde über einen Spiegel in einem Winkel von 50° auf die Orientierungsfläche geworfen. Die abzubildende Grauleiter in Dia-Größe 24×36 mm konnte in ihrer Halterung gedreht werden, sodaß das Lichtgefälle beliebig zur Einfallsrichtung verlaufen konnte. Die Versuchsfläche bestand aus 15 nebeneinander liegenden Rinnen von 1 cm Breite und 26 cm Länge, die in eine Astralon-Platte eingefräst waren. Der Wasserstand wurde möglichst immer auf 2 mm Höhe gehalten. Um das Wasser nicht laufend mit einer Pipette vorsichtig nachfüllen zu müssen, wobei die Tiere oft beunruhigt wurden, bohrte ich Löcher in beide Enden der Laufgänge und überklebte diese mit Nylongaze (vergl. auch Infrarotmeßschreibapparat). Um ein Entlaufen der Tiere zu verhindern, überstrich ich die Ränder der Laufgänge hier ebenfalls mit reiner Vaseline. Die Versuchsfläche stand im auf 17°C vor-temperierten Kühlwasser. Die Beleuchtungsgefälle sind bei den einzelnen Versuchen wiedergegeben. Die Aufnahmen wurden mit einer Robot-Kamera gemacht. Die Auslösung jeder einzelnen Aufnahme erfolgte jede halbe Stunde mit Hilfe einer Schaltuhr und eines elektromagnetischen Schalters (Abb. 3b).

4. Auswertung und statistische Erwägungen

Für die statistische Behandlung der Befunde müssen zunächst die zirkulär und die linear verteilten Meßwerte gesondert behandelt werden. Als Maßeinheiten bei Kreisverteilungen dienen Winkelgrade. Aus mehreren gemessenen Winkeln ist eine mittlere Richtung zu errechnen. Dabei beeinflussen die Häufigkeit des Auftretens und die Streuung der einzelnen Winkel einer Meßreihe die Länge und Richtung des mittleren Vektors. Die Richtung dieses Vektors entspricht dem Mittelwert linear verteilter Meßwerte, während seine Länge ein Maß für die Streuung ist. Um im Kreis Mittelwerte oder Streuungen aus verschiedenen Stichproben miteinander vergleichen zu können, muß natürlich die Art der Verteilung genau definiert und bekannt sein. Bei Kreisverteilungen können ebenso wie bei Linearverteilungen z.B. mehrere Gipfel oder andere Abweichungen von einer Normalverteilung auftreten. Die Berechnung bestimmter Statistiken und der Vergleich verschiedener Stichproben ist dann erschwert oder unmöglich.

In dieser Arbeit interessierte vor allem, ob die Streuung von Laufrichtungen einer Stichprobe um eine gegebene Richtung (Sollwert) von der Streuung einer zweiten Stichprobe um die gleiche Richtung verschieden ist, bzw., ob sich die Verteilungen zweier Stichproben überhaupt voneinander unterscheiden. (Versuchsreihe 2. der Befunde).

Über die Verteilungsformen der Orientierungsläufe im Kreis wird im Kapitel "Voruntersuchungen" berichtet. Es sind danach bis vier Verteilungsgipfel möglich: zwei um

90° beim Weiterlauf in Einsatzrichtung und zwei um die Sollrichtung. Der Abstand der letzteren beiden Gipfel hängt von der Länge der Laufstrecke, sowie von der Streuung der Läufe um die Sollrichtung ab. Deshalb lassen sich die genauen, absoluten Verteilungsänderungen der hier untersuchten Stichproben nicht exakt ausdrücken. Das Verfahren zur kurvenmäßigen Darstellung meiner Kreisverteilungen trennte ich daher von der Methode der statistischen Signifikanzbestimmung ab. Bei der Errechnung der Zahlenwerte für die Orientierungsgenauigkeiten begnügte ich mich mit der Erfassung von Tendenzen, also mit der Aussage: die Orientierungsgenauigkeit wird größer oder kleiner. Als Näherungsmaßzahl für die Orientierungsgenauigkeit diente die Varianz der linearen Normalverteilung, die definiert ist durch:

$$s^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n-1} \quad (\text{in } \underline{\text{Weber}} \text{ 1961})$$

Der Fehler im Ergebnis bei Verwendung dieser Formel dürfte mit größerer Varianz systematisch wachsen. Die Verschiedenheit zweier Stichproben prüfte ich mit dem "KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test", einem parameterfreien Verfahren, das auf Unterschiede jeglicher Art zwischen zwei Stichproben anspricht (Lienert, 1962). Für kleine Stichproben gibt Dixon (1954) eine Effizienz von 96% bei Anwendung dieses Tests an. Für größere Stichproben ist sie dagegen relativ gering.

Die Lunarperiodik prüfte ich durch den Vergleich der mit den Mondphasen nach der n-Methode (Heckert 1961) synchronisierten Orientierungswerte mit der Zufallsverteilung über sämtliche Mondphasen. Dafür benutzte ich den "KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test für die Güte der Anpassung" (Lienert

1962). Mit Hilfe dieser Methode können auch die Häufigkeitsverteilungskurven der Orientierungsmaßzahlen vor und auf der Synchronisation mit den Mondphasen untersucht werden.

Für die statistische Behandlung der Aktivitätsmuster diente der U-Test von Mann und Withney (Weber 1961, Lienert 1962). Dabei werden Stichprobenverteilungen aus zwei verschiedenen Versuchsanordnungen hinsichtlich ihrer zentralen Tendenz miteinander verglichen. Die Unterschiede der mittleren Aktivitätsmengen zu den verschiedenen Tageszeiten prüfte ich mit dem t-Test. ¹⁾

1) Herrn Priv.Doiz.Dr.Schmidt-König danke ich für Hinweise auf Methoden und Probleme bei der statistischen Behandlung von Kreisverteilungen.

Befunde

1. Freilandbeobachtungen

An der Fundstelle fiel mir auf, daß es Stellen gab, wo die Planarien ganz besonders zahlreich waren; an anderen fehlten sie vollständig. So gab es Steine von vielleicht 50 cm² Auflagefläche, unter denen bis zu 50 Tieren saßen. Nur selten waren aber unter den gleichen Steinen Eikokons angeheftet. Diese Erscheinung könnte vielleicht auf einem "Strömungspräferendum" beruhen, das für Ruheplätze und für die Kokonablage verschieden wäre. An besonders stark strömenden Stellen fand ich so gut wie niemals unter Steinen ruhende Planarien, ebenso aber auch an Orten ohne Strömung. Hält man einen Stein mit ruhenden Planarien plötzlich in eine stark strömende Stelle, dann lassen sich die Tiere meist reflektorisch fallen. Dies nutzte ich beim Sammeln, indem ich festsitzende Tiere in einem Wassereimer abschüttelte. Anschließend konnte ich sie leicht von Flohkrebse und Insekten trennen, da sie sich beim langsamen Abgießen des Wassers am Boden festhielten. Stromaufwärts kriechende Bachplanarien sah ich immer an Stellen stärkerer Strömung (Bachmitte), stromabwärts kriechende dagegen mehr an den Bachrändern mit schwächerer Strömungsstärke.

Eikokons fand ich häufig an Stellen höherer Strömungsintensität, allerdings dann besonders geschützt. Ein kleines Freilandexperiment bestätigte diese Beobachtung: ich legte Buchenbaumrindenstücke mit der stark gefächerten Unterseite in eine stark- und schwachströmende Stelle des Rein-Baches.

Nach etwa drei Wochen waren unter den strömungsgeschützten Stellen der Baumrinde in der stärkeren Strömung viele Eikons, dagegen an Orten mit geringerer Strömung nur einmal zwei. Außerdem beobachtete ich im Labor, daß Planarien in stehendem O_2 -armem Wasser sich an der Wasseroberfläche aufhielten und dann auch dort ihre Kokons absetzten. Das geschah trotz höherer Beleuchtungsstärke an diesen Stellen, ein weiterer Grund dafür, Strömungs- und Sauerstoffdruckgefälle bei den Orientierungsversuchen weitgehend auszuschalten.

2. Versuche zur phototaktischen Orientierung im Lichtreizfeld

2.1. Voruntersuchungen

Auf der Suche nach einer Maßzahl für die tageszeitliche Stärke der negativen Phototaxis prüfte ich in den ersten Versuchen die Verteilung der Tiere im Kreis nach der Orientierung. Danach untersuchte ich, ob die Länge der Laufstrecke die Stärke der negativen Phototaxis beeinflusste, und ob die Strecke eine Mindestlänge haben mußte. Dazu prüfte ich 1000 Läufe von etwa 200 Tieren, wobei ich ihre Verteilung nach 3, 5 und 7 cm Laufstrecke miteinander verglich. Die Tiere setzte ich mit einem kleinen Metalllöffelchen stets quer zur Lichtrichtung ein und zwar abwechselnd mit dem Kopf nach rechts und nach links. Tiere, die bei 180° landeten galten als photonegativ, um 90° (gradeauslaufend) als desorientiert und bei 0° als photopositiv.

Die Verteilungshäufigkeiten, d.h. die Anzahl der Tiere pro Winkelklasse von 5° , gibt die Tab. 1 wieder. Die Winkelklassen gliederte ich über zwei Glieder aus. Dann rechnetete ich die erhaltenen Werte so um, daß die Summe aller Läufe von 180° bis 90° = 50 Prozent ergab, nachdem ich ermittelt hatte, daß die Tiere gleich häufig nach links und nach rechts liefen. Leider eliminierte ich damals Läufe zwischen 90° und 0° , sodaß die Häufigkeitsverteilung bei 90° abgeschnitten erscheint. Daher verteilen sich alle gewerteten Läufe auf ein Kreisviertel. Abb. 4a stellt diese Häufigkeitsverteilung dar, die man sich spiegelbildlich nach der anderen Seite fortgesetzt denken kann. Als erstes fällt die verschiedene Gipfellage der Kurven auf. Sie könnte durch eine exaktere Orientierung nach einer längeren Kriechstrecke bedingt sein. Um die Unterschiede noch besser zu erfassen, zeichnete ich die gleichen Verteilungskurven direkt über die zugehörigen Kreise, an deren Peripherie ich die Winkel ablas (Abb. 4b). Die dünnen Linien mit den Pfeilen deuten hier die geschätzten mittleren Kriechbahnen für die einzelnen Winkel an. Vergleicht man jetzt nur die Hauptgipfel der Kurven, dann sieht man, daß die Planarien nach 3 cm Kriechstrecke ihre Laufrichtung im Mittel nur noch geringfügig ändern. Die größere Häufung der Tiere um 180° nach 7 cm Kriechstrecke ist wohl auch dadurch bedingt, daß beim Geradeauslauf zwischen 90° und 180° die Winkelabweichung von 180° mit Verlängerung der Kriechstrecke systematisch kleiner wird. Man muß annehmen, daß die Tiere eine unterschiedlich lange Zeit benötigen, um sich während des Laufes genau photone-

gativ einzustellen. Abbildung 5a zeigt die Prozentsummenkurven der Häufigkeitsverteilung nach den drei verschiedenen langen Kriechstrecken. Diese drei Kurven stimmen so gut überein, daß man daraus wohl auch auf eine Übereinstimmung der "Streuungswerte" (= Konzentration der Läufe um 180°) schließen darf. Abbildung 5b dagegen zeigt als Beispiel, wie stark die tageszeitlich bedingten Streuungsunterschiede (vgl. weiter unter S. 23) bei gleichbleibender Kriechstrecke sein können. Die Planarien müssen also schon viel früher als nach 3 cm Kriechstrecke ihre Richtung eingeschlagen haben; ihr "Ankunftswinkel" wird jedoch wahrscheinlich sowohl von der Photosensibilität als auch von der Kriechgeschwindigkeit bestimmt. Auf diesen Zusammenhang hatte schon Pohl (1948) bei der Untersuchung der phototaktischen Sensibilität von Euglena hingewiesen. In späteren Versuchen habe ich die Dichte der Laufverteilungen zu verschiedenen Tageszeiten nach 3 und nach 7 cm Kriechstrecke miteinander verglichen. Dabei ergab sich, daß der "Fehler der Streuung" nach 3 cm Kriechstrecke größer als nach 7 cm war. Deshalb wertete ich in Zukunft nur noch Winkel nach 7 cm Kriechstrecke aus.

Als Maßzahl für die Stärke der negativen Phototaxis gilt demnach die Streuung, d.h. die stärkere bzw. schwächere Abweichung von der "idealen" 180° - Richtung. Für die statistische Beurteilung ist der Anstieg der Kurven für die Prozenzhäufigkeitsverteilung bzw. der Verlauf von Prozentsummenkurven maßgebend (vgl. statistische Erwägungen). Als Beispiel sei die Phototaxis von zwei Gruppen von Tieren miteinander verglichen, deren eine im Normaltag, die andere in Dauerdunkel lebte. Von beiden wurden je ca.

350 Läufe geprüft. Wie Abb. 6a,b zeigt, sind die Anstiege der Kurven für die Prozent-Häufigkeit ebenso wie die der Prozentsummenkurven eindeutig verschieden, die Streuung ist demnach ungleich. In Abb. 6a ist außerdem die verschiedene Lage der Kurvenmaxima zu erkennen. Daraus ist zu schließen, daß Tiere der steileren Kurve ihre Körperachse im Mittel früher in die Lichtrichtung einschwenkten, d.h., stärker negativ phototaktisch waren.

2.2. Die Abhängigkeit der negativen Phototaxis vom Lichteinfallswinkel

Bei den Hauptversuchen fiel das Licht unter einem Winkel von 30° auf die Versuchsarena. Zuvor prüfte ich, ob und wie weit der Lichteinfallswinkel die Orientierungsgenauigkeit beeinflusst. Deshalb untersuchte ich in zwei verschiedenen Versuchsanordnungen (vgl. auch oben S. 7 sowie Abb. 1) jeweils zu denselben Tageszeiten die phototaktische Reaktion von Normaltagstieren. Die Lichtquellen unterschieden sich hinsichtlich der Beleuchtungsstärke, der Strahlendivergenz und der spektralen Zusammensetzung. Lichtquelle I war die schon von Birukow (1962, 1963, 1964) benutzte nahezu parallelstrahlige Lichtreizapparatur (Xenon-Hochdrucklampe XBO 1001). Die Tiere hatten hier nur knapp 3 cm Kriechstrecke für die Orientierung zur Verfügung. Bei Verwendung der Lichtquelle II wertete ich die Läufe nach 7 cm Kriechstrecke. Die Näherungsmaßzahlen für die kurvenmäßige Darstellung der Orientierungsleistung (Varianz, vgl. statistische Erwägungen S. 14) gibt die Tab. 2

wieder. Die Ergebnisse beider Versuchsreihen stimmen darin überein, daß die Orientierung mit ansteigendem Lichteinfallswinkel immer ungenauer wird, besonders wenn man beide auf etwa die gleiche Amplitude umrechnet. Zum besseren Vergleich mit anderen Versuchen wählte ich auch hier die logarithmische Darstellung. Für den Abfall der Orientierungsleistung mit dem steiler werdendem Lichteinfallswinkel bietet sich eine theoretische Erklärung an: In Abb. 7 sind dazu die räumlichen Beziehungen erläutert: Die Strecken $a_n = \cos \alpha_n - \cos \alpha_{n-1}$ entsprechen den Weglängen, die die Lichtquelle bei Änderung des Lichteinfallswinkels um den Betrag n (je 10°) über der Arena zurücklegt. Dabei ist $\alpha_0 = 90^\circ$, $\alpha_1 = 80^\circ$, $\alpha_2 = 70^\circ$ $\alpha_9 = 0^\circ$. Der Streckenzuwachs wird mit dem steileren Lichteinfallswinkel größer und läßt sich durch $b_n = a_n = \cos \alpha_n$ ausdrücken. Nach der gleichen Formel nimmt aber auch die negativ-phototaktische Orientierungsgenauigkeit der Planarien ab (Abb. 8). Dabei sind jedoch folgende systematische Fehler zu beachten: 1.) Durch Änderung von α wird bei constanter Lichtintensität I und constantem r die Beleuchtungsstärke auch durch die Winkelabhängigkeit der Strahlungsleistung mitgeändert (Lambert'sches Gesetz). Bei Verwendung von parallelstrahligem Licht verhält sich der log der Beleuchtungsstärke wie $I \cdot \log \sin \alpha$. 2.) Die nur annähernde Gültigkeit der verwendeten Maßzahl für die Orientierungsleistung macht sich umso mehr bemerkbar, je stärker die Läufe streuen, sodaß insbesondere bei Lichteinfallswinkeln von 80 bis 90° die Kurvenpunkte wesentlich zu hoch liegen dürften.

In Abb. 8 sind außerdem die errechneten theoretischen Werte für die Zufallsverteilungen eingefügt. Demnach sind

Orientierungsläufe bei Lichteinfallswinkeln zwischen etwa 70 und 90° zufallsverteilt. Laufverteilungen bei Lichteinfallswinkeln von weniger als 60° sind nach dem KOLMOGOROFF-SMIRNOW -Test signifikant von der Zufallsverteilung verschieden. Aus dem Kurvenbild ergibt sich, daß eine Richtungsorientierung bei Lichteinfallswinkeln >70 bis 80° unwahrscheinlich ist.

Bisher unveröffentlichte Ergebnisse von R.Hischer über die negative Phototaxis des Kornkäfers (Calandra granaria L.) bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln benutzte ich, um zu prüfen, ob die Abhängigkeit der Orientierungsgenauigkeit vom $\cos$ des Lichteinfallswinkels von allgemeinerer Bedeutung ist. Auch diese Befunde fügen sich unserer theoretischen Deutung gut ein; die Werte folgen mit guter Annäherung der $\cos \alpha$ -Kurve. Als Maßzahl für die Orientierungsgenauigkeit von Calandra gilt ebenfalls die Konzentration der Laufrichtungen (Streuung); dabei wurde die circuläre Verteilung der Meßwerte berücksichtigt (Länge des resultierenden Vektors, vgl. auch S. 14), wodurch Änderungen der Orientierungsgenauigkeit sich besser darstellen lassen. Auch für den Kornkäfer gilt demnach die Beziehung

$$\text{Orientierungsgenauigkeit} = F \cdot \cos \alpha$$

$$(F = \text{Faktor} = \text{const.})$$

2.3. Die negative Phototaxis im 12/12-Stunden-Kunsttag

Die Versuchstiere lebten mindestens 4 Wochen lang in Laboratoriumsbedingungen. In der Lichtzeit zwischen 6⁰⁰ und 18⁰⁰ wurden sie von oben mit einer ringförmigen

Leuchtstoffröhre (Philips TL E22W/29) beleuchtet. Die Beleuchtungsstärke betrug dicht über den Haltungsgefäßen zwischen 250 und 300 lx. Eine Schaltuhr regelte den Licht-dunkelwechsel minutengenau. Durch das dauernd fließende Kühlwasser veränderte sich die Temperatur in den Haltungsgefäßen während der Lichtzeit gegenüber der Dunkelheit nicht stärker als um $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$. In den Haltungsgefäßen hatten die Planarien keine Unterschlupfmöglichkeit und konnten so dem Licht während der ganzen Hellphase nicht entgehen. Vor jedem Versuch hielt ich die Tiere 15 Min. lang in einer Schale im völlig verdunkelten Versuchsraum, um eine Dunkeladaption der Sehorgane zu erreichen. Die Versuche führte ich immer zu den geradzahligen Tageszeiten alle zwei Stunden durch. Für die je Versuch höchstens 10 einzeln laufenden Tiere benötigte ich rund 20 Minuten.

In Abb.9 sind die tagesperiodischen Änderungen der Orientierung während eines normalen, 12/12-stündigen Tages (LD) dargestellt. Zu allen Tageszeiten reagierten die Tiere eindeutig negativ-phototaktisch. Nach dem KOLMOGOROFF-SMIRNOW-Test unterscheiden sich die Verteilungen der Läufe nach 7 cm Kriechstrecke um 16° und 20° mit einem $P \leq 0,01$ signifikant, wenn die Stichprobengröße pro Kurvenpunkt = 30 beträgt. Für statistische Untersuchungen wurde mindestens die Gesamtheit aller Läufe von drei Versuchstagen je Tageszeit benutzt, da für geringere Versuchszahlen kein genügend spezifischer Test zur Verfügung stand. Während der gesamten Hellzeit scheint die Orientierungsgenauigkeit durchweg geringer als während der Dunkelzeit zu sein. Während der Dunkelperiode scheint ein Zwischenminimum zu entstehen, das auch bei einer Stichprobengröße

von 50 Läufen pro Kurvenpunkt noch deutlich ist. Es läßt sich aber durch den nonparametrischen Test nicht gegen das Morgen- oder Abendmaximum sichern. Der sehr plötzliche Anstieg der negativen Phototaxis bei Licht-aus (18^{00}), und ebenso der starke Abfall bei Licht-an könnten auf Licht-aus bzw. Licht-an-Effekten beruhen. Auch könnten Adaptionsvorgänge im Auge oder im Zentralnervensystem den Kurvenverlauf modifiziert haben. Über ihren Umfang ist bei Planarien noch nichts bekannt.

2.4. Die negative Phototaxis im phasenverkehrten Tag

Die Tiere lebten zunächst mindestens 4 Wochen im Normaltag und wurden dann über die verlängerte Dunkelperiode umgestimmt. Nach nur einer Vollperiode im Inverstag waren sie bereits vollständig an die neue Phasenlage angepasst (Abb. 10).

Summiert man alle Läufe der Hellzeit und der Dunkelzeit für sich und berechnet dann die mittlere Orientierungsleistung für die Hell- und Dunkelphase, dann unterscheiden sich die Laufverteilungen für beide Phasen eines Versuchstages mit einem $P \leq 0,05$ signifikant. Das Maximum der negativen Phototaxis scheint im Inverstag etwa in der Mitte der Dunkelperiode zu liegen. Die Rückumstimmung über die Hellphase verlief ebenso schnell. Demnach steuert der Licht-Dunkel-Wechsel als sehr wirksamer "Zeitgeber" den Orientierungsrhythmus (Aschoff 1958) ähnlich wie beim Kornkäfer (Birukow 1962, 1964, R.Hischer, unveröffentlicht).

2.5. Die negative Phototaxis im 2/22-stündigen Kunsttag

In diesen Versuchen sollte der Einfluß der peripheren Adaption geprüft werden. Die Tiere erhielten im Anschluß an den Normaltag die übliche Beleuchtung zwischen 12⁰⁰ und 14⁰⁰ Uhr. Zwischen 14⁰⁰ und 12⁰⁰ Uhr lebten sie in völliger Dunkelheit. Wenn vorwiegend die Adaptionsvorgänge für die Orientierungsrhythmen verantwortlich wären, dann müsste man zumindest um 14⁰⁰ Uhr ein deutliches Minimum der negativen Phototaxis erwarten: Wie Abb. 11 zeigt, scheinen die Orientierungswerte zu den einzelnen Tageszeiten (punktierte Kurve) keinen Rhythmus aufzuweisen. Nach dreigliedriger Ausgleichung (ausgezogene Kurve) tritt jedoch die Normaltagskurve zutage. Ihre Phasen liegen so, als hätten die Tiere eine 12-stündige Lichtzeit von 2⁰⁰ bis 14⁰⁰ Uhr erfahren. Allerdings ist diese Rhythmik wegen der geringen Amplitude der Kurve statistisch irrelevant. Man darf vermuten, daß im extremen Kurztag eine mindestens zweistündige Lichtzeit für den Aufbau eines 24-stündigen Rhythmus nicht ausreicht. Eine Adaptation dürfte dagegen kaum mitsprechen.

2.6. Die negative Phototaxis unter konstanten Lichtbedingungen

Nach den bisherigen Ergebnissen der Umstimmung auf den Inverstag und den extremen Kurztag ist zu erwarten, daß die Orientierungsrhythmik des Normaltages nach dem Übergang in konstante Bedingungen entweder ganz verschwin-

den oder sich wesentlich abschwächen würde. Ich prüfte vor allem den Übergang vom Normaltag in Dauerhell und Dauerdunkel. In Abb. 12a,b sind die Ergebnisse aus je einer Versuchsreihe dargestellt: Sowohl beim Übergang zum Dauerlicht (Abb. 12a) als auch zum Dauerdunkel (Abb. 12b) ist die Nachschwingung des Normaltagsrhythmus der Versuchsschar während des ersten Tages unter den konstanten Bedingungen sehr deutlich zu erkennen. Spätestens nach dem 8. und frühestens nach dem 3. Tag (nicht abgebildet) war jedoch die 24-stündige Orientierungsperiodik nicht mehr erkennbar. Die untersten Kurven der Abb. 12a und 12b sind Summenkurven aus je drei Tagen unter den konstanten Bedingungen. Obwohl der erste Tag der Dauerbedingungen in ihnen mitenthalten ist, weisen sie keine Ähnlichkeit mit Normalkurven bei gleicher Anzahl der Läufe auf (Abb. 12c). Das schnelle Abklingen des Orientierungsrhythmus in DD und LL paßt gut zu seiner raschen Umstimmbarkeit auf den phasenverkehrten Tag.

3. Die lokomotorische Aktivität im Kunstatag

Bei diesen Versuchen stand der Vergleich mit den Orientierungsrhythmen im Vordergrund; eingehendere Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik waren nicht geplant. Ebenso wie bei der Orientierungsrhythmik wurde zunächst die Aktivität einer ganzen Population, nicht aber die eines Einzeltieres erfaßt. Zur Methode der Registrierung vgl. oben S. 7. Bereits beim Auszählen der aktiven Tiere (vgl. oben S. 7) war aufgefallen, daß manche Planarien tagelang ohne irgend-

welche Aktivitätsäußerungen an dem selben Platze verharren und zwar sowohl im Tag-Nacht-Wechsel als auch unter konstanten Bedingungen in Dauerhell bzw. -dunkel. In inaktivem Zustand sind die Tiere stark verkürzt und schneckenartig zusammengezogen; der Kopf ist abgerundet, die Tentakeln sind nicht erkennbar. Der Übergang zur lokomotorischen Aktivität spielt sich in mehreren Stufen ab (vgl. auch Bünning 1962, Wuttke 1965): Das Tier beginnt sich allmählich zu strecken, dabei werden die Tentakeln sichtbar. Danach beginnen leicht pendelnde Kopfbewegungen, wahrscheinlich zur Orientierung, die schließlich in Ortsbewegungen übergehen. Beim Auszählen wurden alle ausgestreckten Tiere mit deutlich sichtbaren Tentakeln als aktiv gewertet, auch wenn sie an der Stelle verharren.

3.1. Die Aktivität im 12/12-Stunden-Tag

Die Tiere lebten unter den gleichen Bedingungen wie bei den Phototaxisversuchen. Während der Dunkelheit benutzte ich für die Auszählung der aktiven Tiere eine kleine Rotlichtlampe mit gut gerichtetem Strahl.

Das Aktivitätsmuster im 12/12-stündigen-Tag ist in Abb. 13 dargestellt (Mittelwerte von 50 Tieren während 6 Tagen). Die Aktivitätskurve ist die eines dämmerungs- bis nachtaktiven Tieres und verläuft eindeutig biphasisch. Bei Beginn der Dunkelheit steigt die Aktivität sprunghaft an, erreicht ein Maximum etwa 2 Stunden nach Dunkelzeitbeginn, fällt dann bis kurz nach Mitternacht wieder etwas ab, und steigt erneut stetig zum Morgenmaximum hin an, das

etwa 2 Stunden nach Lichtbeginn eintritt. Zu dieser Zeit zeigt sich auch die absolut größte Aktivitätsmenge während der 24-stündigen Hell-Dunkel-Periode. Wie aus den Präferendum-Untersuchungen von Bauers (1953) und Thiemann (1957), sowie aus späteren eigenen Untersuchungen hervorgeht, befinden sich die Tiere bei 250 - 300 lx mit Sicherheit außerhalb ihrer "Behaglichkeitszone" für farbloses Licht. Daher könnte die hohe Aktivitätsspitze 2 Stunden nach Beginn der Lichtzeit durch das Suchen nach einem biologisch sinnvollen Unterschlupf bedingt sein, der wie oben erwähnt, den Tieren nicht geboten wurde. In Abb. 13 ist die Orientierungskurve miteingezeichnet; beide Kurven wurden zum besseren Vergleich halblogarithmisch dargestellt und auf einen gemeinsamen Tagesmittelwert gebracht. Abweichend von der bisher bei verschiedenen Tieren beschriebenen Verknüpfung, wonach einem Anstieg der Aktivität eine Verminderung der negativen Phototaxis entspricht (Pöhl 1948, Remmert 1960, Rimet 1960, Birukow 1963, Palmer 1964 und Rensing 1965), reagierten die Planarien mit steigender Aktivität stärker positiv phototaktisch. Die Orientierungskurve der Abb. 13 enthält mehr Läufe als in den früheren Darstellungen. Hier wird auch deutlich, daß während der Lichtzeit die negative Phototaxis nicht allmählich absinkt, vielmehr annähernd konstant bleibt. Bei Beginn der Dunkelheit erhöht sich mit der Aktivität auch die negative Phototaxis und verändert sich weiterhin gleichlaufend mit dieser. In den frühen Morgenstunden steigen beide Kurven gemeinsam an, beim Phasenwechsel des Lichtzeitgebers trennen sich jedoch die beiden Kurven

wieder. Nach Licht-an vermindert sich die negative Phototaxis plötzlich, während die Aktivität zunächst noch weiter ansteigt und dann allmählich zurückgeht. Eine Deutung dieses Verhaltens ist zur Zeit noch nicht möglich.

Wegen der starken Streuung der negativ phototaktischen Orientierung an verschiedenen Tagen unterließ ich weitere zeitraubende Versuche mit anderen Helligkeiten und Tageslängen. Erwähnt seien aber noch einige Befunde an Einzeltieren im 12/12-stündigen-Tag bei 5 lx während der Lichtzeit, bei der die Registrierung mit der Infrarotmeß-Schreibapparatur leider nur die Aktivitätsaufzeichnung jeweils eines einzigen Tieres erlaubte.

Wie Abb. 14a,b zeigen, tritt das Aktivitätsminimum verglichen mit Abb. 13 (250 lx) bei 5 lx später ein. Entsprechend verzögert sich auch das Abendmaximum. Nach Aschoff und Wever (1962) könnte man diese Erscheinung vielleicht als Vergrößerung der positiven Phasenwinkeldifferenz bei Verringerung der Beleuchtungsstärke verstehen, vorausgesetzt, daß ein endogener Rhythmus vom Zeitgeber synchronisiert wird. Dann müßte man aber E.gonocephala eher den tagaktiven Tieren zuordnen.

Die Erfassung der Aktivität wird dadurch erschwert, daß sich ihr Muster beim Vergleichen von aufeinanderfolgenden Tagen nur wenig ausprägt (Abb. 15). Wenn man aber mehrere Tage zusammenfasst, dann zeigt sich, daß ein Tier zwar zu jeder Tageszeit aktiv sein kann, jedoch bestimmte Tageszeiten dabei bevorzugt. Ähnliches gilt wohl auch bei Beleuchtung mit 250 bis 300 lx im 12/12-stündigen Tag (Abb.13): Zur Zeit der höchsten Aktivität waren dort im Mittel nur

etwa 33 % aller Tiere aktiv. Der Aktivitätsbeginn anderer Tiere konnte sich so stark verzögern, daß die anfangs aktiven Tiere zu dieser Zeit bereits wieder ruhten. Die Mittelwerte mehrerer Perioden eines Tieres stimmen dennoch ungefähr mit dem Mittel einer Periode vieler Tiere überein. Angesichts dieser starken Streuung schien der Nachweis von Spontanfrequenzen in DD und LL wenig Aussicht auf Erfolg zu haben.

3.2. Die Aktivitätsperiodik im Dauerlicht und Dauerdunkel

Nach einer Halbperiode im Dauerlicht bei 250 bis 300 lx begann ich mit der Registrierung, nachdem die Planarien vorher mindestens vier Wochen im Normaltag gelebt hatten. Am 1. bis 2. Tag Dauerlicht (Abb. 16a) erkennt man noch die Kurve des Normaltages; die Aktivitätsmenge ist jedoch mit Sicherheit niedriger und sinkt später noch weiter ab.

In Abb. 17 ist das Aktivitätsmuster zwischen dem 1. bis 15. Dauerlichttag gemittelt von 170 bis 180 Tieren dargestellt. Auch hier zeigt sich deutlich das "Nachschwingen" des Normaltagerrhythmus in Dauerlicht. Die kleinere Amplitude der Dauerlichtkurve drückt dabei die Abschwächung der 24-stündigen Periodik aus. Bei der halb-logarithmischen Darstellungsweise (Abb. 17) der Aktivität prägen sich die relativen Änderungen der Aktivitätsmengen besonders gut aus.

Ganz ähnlich spielt sich auch der Übergang zu Dauerdunkel ab. Abb. 16b zeigt die ersten anderthalb Tage nach dem Übergang in Dauerdunkel aus dem Normaltag (Lichtzeit:

250 bis 300 lx) bei direkter Ablesung der aktiven Tiere. Beim Übergang in Dauerdunkel fällt die morgendliche Aktivität sofort stark ab, etwas unter das Niveau des ersten Tages in LL. Die Aktivitätsmenge/24 h scheint etwa vom 5. Tage in DD an erneut anzusteigen. Die Fortsetzung dieser Versuche war unmöglich, weil die länger in völliger Dunkelheit lebenden Planarien durch das rote Suchlicht beim Auszählen sehr stark aktiviert wurden.

Aktogramme von Einzeltieren unter Dauerbedingungen lassen sich nur durch ununterbrochene Registrierung vieler 24-stündiger Perioden, z.B. in der "projizierten Lichtorgel", gewinnen. In dieser sollte ursprünglich der Rhythmus des Präferendums untersucht werden; nachträglich wertete ich auch für den Aktivitätsrhythmus aus. Die Planarien lebten in der Lichtorgel bei etwa 1 bis 60 lx. Nach den Ergebnissen von Bauers (1953) und Thiemann (1957) ist anzunehmen, daß sie eine Vorzugshelligkeit wählen konnten. Zuerst untersuchte ich das Verhalten im 12/12-stündigen LD-Tag; die photographische Registrierung war leider nur während der Lichtzeit möglich. Die Abb. 17, die u.a. die mittlere Aktivität von 12 Tieren während der Lichtzeit wiedergibt, zeigt, daß die Aktivitätsmenge nach Beginn der Lichtzeit erheblich höher als bei 250 bis 300 lx liegt. Sonst ist aber der Verlauf der beiden Lichtzeitkurven sehr ähnlich. Nach Abb. 18 wird beim Übergang vom LD zum LL die Aktivität der untersuchten Gruppe von 12 Tieren zunächst gehemmt. Der 12/12-stündige Rhythmus der Population verschwindet jedoch nicht sofort (vgl. auch Abb. 16a und 17). Das morgendliche Aktivitätsmaximum des 1. LL-Ta-

ges scheint verspätet (etwa um 12 bis 14 Uhr) aufzutreten. Als "Mittagsmaximum" erscheint es dann weiterhin noch neben dem charakteristischen Morgen- und Abendgipfel. Am stabilsten dürfte das Aktivitätsminimum sein, das etwa um Mitternacht eintritt. Nach etwa dem 7. Tag Dauerlicht ist keine tagesrhythmische Aktivitätsänderung der abgebildeten Population mehr sichtbar. Die Periodik der mittleren tageszeitlichen Aktivität im Vergleich zur Helligkeitswahl einiger Einzeltiere während des 2. bis 8. LL-Tages zeigt die Abb. 19. Die hier behandelten Planarien sind ein Teil der in Abb. 17 und 18 dargestellten Gruppe von 12 Tieren der "projizierten Lichtorgel".

4. Das Verhalten in der Lichtorgel

In diesen Versuchen war zu prüfen, ob die Wahl einer Vorzugshelligkeit ebenfalls tagesperiodisch bestimmt ist, was nach den Ergebnissen der Orientierungsversuche zu erwarten war, und welche Zusammenhänge zwischen diesem Rhythmus und dem der Aktivität (vgl. oben S. 27 ff.) bestehen. Weiterhin war zu fragen, ob und wieweit das Präferendum von der Stärke des Beleuchtungsgefälles und vom Helligkeitsunterschied zwischen Tag und Nacht abhängt. Das Lichtgefälle war in "Lichtklassen" eingeteilt, jede davon wies den gleichen Helligkeitsabfall gegenüber den vorangehenden auf. Zwischen den einzelnen Versuchsreihen lagen mehrere Wochen.

4.1. Präferendum und Aktivität bei 12/12-stündigem Tag-Nachtwechsel im "direkten" Lichtgefälle

Bei der Auswahl des Helligkeitsumfanges in der Lichtorgel richtete ich mich zuerst nach den Angaben von Bauers (1953) und Thiemann (1957). Ihre Einzelversuche dauerten zwischen 30 und 150 Minuten; als Ergebnis erhielten sie die Verteilung der Tiere auf die verschiedenen Helligkeitszonen während der Versuchszeit. Während meiner ersten Versuchsreihe (Lichtzeit von 6⁰⁰ bis 18⁰⁰) erhielten die Planarien das Lichtgefälle der "Lichtorgel O" (Abb. 20) in einem 12/12-stündigen Normaltag. Unter diesen Bedingungen lebten die 70 intakten Tiere vor den Versuchen mindestens vier Wochen, wurden dort gefüttert und setzten auch Eikokons ab ¹⁾. Während der Versuche fütterte ich nur alle 6 Tage. Den Tag unmittelbar nach der Fütterung wertete ich nicht. Nach Precht (1951), Bauers (1953) und Thiemann (1957) steht die Phototaxis wirbelloser Tiere im Dienste des Präferendums. Da die Stärke der negativen Phototaxis tageseitlich schwankt, war eine Verschiebung des Präferendums zum dunkleren Bereich zu Zeiten der stärkeren negativen Phototaxis zu erwarten. In dieser Anordnung war es allerdings unmöglich während der Nachtzeit zu registrieren.

Anfangs zählte ich zur Bestimmung der Aktivitätsmenge neben der Anzahl der Tiere pro Lichtklasse auch die Häufigkeit der aktiven Tiere in jeder Lichtklasse aus. Zur Nachtzeit kontrollierte ich mit dem roten Lämpchen.

1) Eikokons konnte ich zu allen Jahreszeiten in allen Lichtorgel-Versuchen im Bereich zwischen 0,5 und 10 lx beobachten.

Abb. 21 zeigt am Beispiel eines Versuchstages die Häufigkeitsverteilung der aktiven und inaktiven Planarien zu den verschiedenen Tageszeiten und zu den Zeiten der Phasenwechsel um 6⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr, sowie jeweils zwei Stunden danach die Häufigkeitsverteilung der Gesamtheit aller Tiere. Man sieht, daß während der Dunkelperiode die Anhäufung der inaktiven Tiere in der Lichtklasse V nicht vollständig abgebaut wird. Das liegt daran, daß in den beiden Phasen des Tag-Nacht-Wechsels niemals alle Tiere aktiv werden; wären alle Planarien während der Dunkelzeit aktiv, dann müßte sich am Morgen eine Zufallsverteilung ergeben, sofern die Versuchsfläche homogen ist. In der Verteilung der Gesamtheit aller Tiere während der Hellphase bestehen aber deutliche Unterschiede zwischen 8⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr. Die Verteilungen der inaktiven Tiere zu diesen beiden Tageszeiten, unterscheiden sich weniger. Für die aktiven Tiere ist der Vergleich noch schwieriger, da ja gegen Ende der Lichtphase kaum noch Aktivität beobachtet wird. Zur besseren Übersicht mittelte ich deshalb 16 Versuchstage aus einem Zeitraum von ca. 2 Monaten. Zur besseren Vergleichbarkeit wählte ich eine logarithmische Einteilung der Ordinate und mittelte die Werte von je zwei aufeinanderfolgenden Tageszeiten. Wie Abb. 22 belegt, verhalten sich die aktiven und die inaktiven Tiere verschieden: erstere bevorzugen die helleren Bereiche, letztere die dunkleren. Der Verteilungsgipfel der aktiven Tiere verschiebt sich außerdem im Laufe der Lichtperiode immer weiter zu den helleren Bereichen hin, geht allerdings an ihrem Ende wieder zurück, während die Gipfel der inaktiven Tiere am

Ort verharren. Die aktiven Tiere weisen demnach zumindest während der Hellphase~~x~~ des 12/12-stündigen Tages bei der Wahl des Präferendums einen tageszeitlichen Rhythmus auf, der jedoch keineswegs synchron mit dem der Aktivität verläuft. Trägt man nämlich (Abb. 23) die mittleren Helligkeitswahlen der aktiven (Kurve 1) und inaktiven Tiere (Kurve 2) und gleichzeitig die relative Aktivitätsmenge (Kurve 4) in Abhängigkeit von der Tageszeit in ein Koordinatensystem ein, so stimmt der Verlauf der Kurven für die mittleren Helligkeitswahlen weder bei inaktiven noch bei aktiven Tieren mit der Aktivitätskurve überein. Nimmt man außerdem die mittleren Helligkeitswahlen der Gesamtheit aller Tiere dazu (Kurve 3), dann erhält man eine allerdings nur scheinbare Übereinstimmung zwischen dem Aktivitäts- und dem Orientierungsverhalten. Sie kommt wie folgt zustande: Da die im Mittel von aktiven Tieren gewählten Lichtklassen in diesem Versuch zu jeder Tageszeit in einem helleren Bereich liegen als bei inaktiven, die Aktivitätsmenge aber von 8⁰⁰ bis 18⁰⁰ Uhr stetig abnimmt, wird der Wert der im Mittel von allen Tieren gewählten Lichtklasse durch die tageszeitliche Aktivitätsmenge entscheidend beeinflusst: Sind viele Tiere aktiv, dann wird der Präferendum-Mittelwert aller Tiere stärker zum helleren Bereich hin verschoben als zu Zeiten geringer Aktivität.

Abschließend sei noch die Änderung der Verteilung der inaktiven Tiere zwischen 8⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr besprochen. Die Werte von 10⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr sind signifikant verschieden. Bis etwa 10⁰⁰ Uhr scheint sich das mittlere Präferendum der inaktiven Tiere zum dunkleren Bereich hin zu verschie-

ben, wahrscheinlich weil bei Lichtbeginn die näher am Licht sitzenden Tiere zuerst durch die größere Helligkeit aktiviert werden. Der stetige Anstieg der Kurve zwischen 10⁰⁰ und 18⁰⁰ Uhr kann dadurch erklärt werden, daß die Planarien ein um so helleres Ruhepräferendum aufsuchen, je später die relative Tageszeit ist, zu der die einzelnen Tiere den Ruheplatz einnehmen.

4.2. Präferendum und Aktivität bei Dauerlicht mit im 12/12-stündigen Rhythmus wechselnder Intensität

Während der Zeit von 6⁰⁰ bis 18⁰⁰ Uhr bestand jetzt das Lichtgefälle der Lichtorgel 0, von 18⁰⁰ bis 6⁰⁰ Uhr die schwache Ausgangsintensität der späteren Lichtorgel I (vgl. unten S. 39 sowie Abb. 20, 26a). Diese Vorversuchsreihe bezeichnete ich daher als "Lichtorgel I". Im Versuch befanden sich ständig zwischen 80 und 100 Tieren. Acht Versuchsnächte wurden ausgewertet und deren Ergebnisse gemittelt.

Die während der "Nacht" aktiven Tiere zeigen eindeutig photopositive Reaktionen, sie wandern stetig zum Licht. Die Wanderung zum Licht kann unter diesen Bedingungen als positive Phototropotaxis (Kühn 1919, 1929; Koehler 1950) gedeutet werden. Die Planarien Thiemanns (1957), der bei seinen Versuchen zur Lichtpräferendumeinstellung von E. gonoccephala die Lichtrichtung im Lichtgefälle auszuschalten versuchte, dürften sich dagegen phobisch (orthoklinokinetisch nach Frankel und Gunn 1940) orientiert haben. Diese Definitionen sind auch für den Vergleich mit der Phototaxis im Lichtreizfeld ohne Beleuchtungsgefälle sowie mit der

"projizierten Lichtorgel" wesentlich.

In Abb. 24 sind ebenso wie in Abb. 22 je zwei aufeinander folgende Ablesezeiten zusammengefaßt. Auch hier unterscheidet sich die Verteilung aktiver Tiere eindeutig von der inaktiver: Die Wanderung zu den helleren Bereichen prägt sich hier auch bei den inaktiven Planarien aus, weil sich im nächtlichen Präferendum ständig Tiere zur Ruhe setzen. Ebenso wie in der Lichtorgel O verlassen auch hier nicht alle Tiere ihren ursprünglichen Ruheplatz während der 12 Beobachtungsstunden. Ein Teil des alten Gipfels bleibt daher erhalten. Aus der Abb. 25 ergibt sich, ebenso wie aus Abb. 23, daß sich die Verteilung bei aktiven Tieren stärker zum hellen Bereich hin verschiebt als bei inaktiven. Der Verlauf der nächtlichen Aktivitätskurve stimmt hier allerdings weniger mit den Werten der mittleren Helligkeitswahlen für alle Tiere überein als bei der Lichtorgel O (20⁰⁰ Uhr). Da die Wanderungsrichtung sich hier von 12/12 Stunden ändert, kann man die Kurven der Abb. 25 nicht unmittelbar mit denen von Abb. 23 vergleichen, wo ein konstantes Beleuchtungsgefälle mit völliger Dunkelheit abwechselte. Verschiebt sich der Wert der mittleren Helligkeitswahl zum Licht, so kann dies zwei Ursachen haben: Einmal, weil mehr photopositive (aktive) Tiere vorhanden sind, zum andern aber auch durch die Ruhestellung von vorher aktiven Tieren im nunmehr gültigen Ruhepräferendum. Soweit mir bekannt ist, sind bisher Versuche zur Orientierung und Aktivität im Dauerlichtgefälle wechselnder Ausgangsintensität bisher auch noch nicht durchgeführt worden. Thiemann (1957) untersuchte außer Bauers speziell

das Präferenzverhalten von E.gonocephala. Er fand ebenfalls bei seinen 30 Minuten dauernden Versuchen im Lichtgefälle eine zweigipflige Verteilung mit Maxima bei ca. 1,7 und 9 lx. Die beiden Verteilungsgipfel deutete er als Grenzhelligkeiten des Präferenzums, an denen besonders phototaktische Unterschiedsreaktionen wirksam werden, wodurch sich die Tiere dort sammeln. Meine Lichtklassen waren jedoch zu grob, um diese Erscheinung sichtbar zu machen. Sie hat sicher nichts mit der Verteilung aktiver und inaktiver Tiere zu tun. Thiemann fand außerdem in langfristigen Versuchen (bis 150 Min.), daß die Planarien an den Grenzen des Lichtgefälles zur Ruhe kamen. Er machte taktile Reize für die vermeintliche Aufhebung der Lichtorientierung verantwortlich. Allerdings befanden sich die meisten seiner Tiere im dunklen Grenzbereich (0,1 - 0,2 lx). Vergleicht man dieses Verhalten mit dem Ergebnis von Lichtorgel 0, so sieht man, daß das Maximum der Ruhekurven annähernd im gleichen Helligkeitsbereich liegt. Die Planarien Thiemanns hätten sich bei optischer Desorientierung regellos auch an den Seitenwänden seines Versuchsgefäßes verteilen müssen. In meiner Versuchsschale war wegen des Fehlens von Ecken und Kanten eine thigmotaktische Ruhestellung ausgeschlossen.

In weiteren Versuchen prüfte ich, wieweit die phototaktisch-rhythmische Wanderungsintensität der Bachplanarien von der Art des Beleuchtungsgefälles abhängt. Die Lichtbedingungen dieser Versuche variierten in der Ausgangsintensität, im Umfang des Beleuchtungsgefälles und in der Stärke des Tag-Nacht-Beleuchtungscontrastes; sie

sind in Abb. 27a-c dargestellt. Die in den Lichtorgeln I und II an verschiedenen Stellen eingesetzte Zwischenblende macht bei verschiedenen Beleuchtungsstärken das Beleuchtungsgefälle steiler, sie diente primär nur zur Regulierung des Helligkeitsumfanges. In der Lichtorgel IV wurde die Blende weggelassen und dadurch der Tag-Nacht-Kontrast besonders verstärkt.

Vor Registrierbeginn lebten auch in diesen Versuchen die Planarien mindestens 4 Wochen in den entsprechenden Versuchsbedingungen. In Abb. 27 ist die Wanderung der Tiere zum Präferendum in der Lichtorgel I am Beispiel eines Tages dargestellt. Das tägliche und das nächtliche Ruhepräferendum dürften zwischen 3 und 5 Lichtklassen auseinanderliegen. Zwei Stunden nach Beginn der Tagbeleuchtung um 6⁰⁰ Uhr (HL) entsteht ein starkes und ziemlich schmales Verteilungsmaximum etwa in Lichtklasse II ("Morgengipfel"). Ein schwächerer Verteilungsgipfel bei Lichtklasse V ist wahrscheinlich ein Rest des vorangegangenen 18⁰⁰-Maximums ("Abendgipfel"). Dieser kleine Gipfel verstärkt sich im Verlauf der Hellzeit ständig, während der starke "Morgengipfel" abnimmt und etwa zur Zeit des abendlichen Phasenwechsels (18⁰⁰ Uhr) bis auf einen kleinen Rest verschwindet. Für die Höhe des "Morgengipfels" sind ohne Zweifel neben den Tieren, die ihren nächtlichen Ruheplatz trotz des starken Lichtreizes beibehielten, auch die während des Tages aktiven Tiere verantwortlich. Leider konnten bei diesen Versuchen die aktiven und inaktiven Tiere aus verschiedenen technischen Gründen nicht getrennt geprüft werden. Zur Nachtzeit (DL) verschiebt sich das

Präferendum in der umgekehrten Richtung: In dem Maße, wie der "Abendgipfel" allmählich kleiner wird, baut sich erneut der "Morgengipfel" auf. Im wesentlichen ebenso verhielten sich die Tiere in der Lichtorgel II, allerdings nicht so ausgeprägt.

Auch in der Lichtorgel IV, wo die Zwischenblende wegfiel, sodaß der Umfang des Lichtgefälles geringer als bei den anderen Orgeln war, ergab sich im wesentlichen dasselbe.

Die Logarithmen der mittleren Helligkeitswahlen aller Tiere zu den verschiedenen Tageszeiten in allen drei Versuchsanordnungen sind auf der rechten Hälfte der Abb. 28 dargestellt. Die Ordinatenabstände zwischen den Kurvenminima und -maxima kennzeichnen die "relativen Amplituden", die sich stärker als erwartet unterscheiden: Sie sollten proportional dem Wegabstand zwischen den Tag- und Nachtpräferenda variieren.

Auf der linken Hälfte der Abb. 28 sind die bisher erfaßten Aktivitätsmuster der Grundversuche (vgl. S. 26 ff.) sowie der Lichtorgeln I und II verglichen. Sie werden weiter unten noch besprochen.

Nach Umrechnung auf die gleichen Amplituden unterscheiden sich die Prozent- und die Summenprozentkurven der Werte aus den Kurven der rechten Hälfte der Abb. 28 nicht signifikant, wie für die letzteren aus Abb. 29 ersichtlich ist. Für die Wanderung zum Präferendum im 12/12-stündigen Hell-Dunkelwechsel dürfte also ein allgemeines Muster gelten. Um dieses darzustellen, wurden die Mittelwerte der erwähnten Prozentkurven in den Abb. 30a und b

gezeichnet. Die Schwingung in Abb. 30a ist zweimal hintereinander dargestellt, um den etwas asymmetrischen Verlauf der Kurve zu veranschaulichen. Die mittlere Wanderungsgeschwindigkeit zum Präferendum zu den verschiedenen Tageszeiten ergibt sich aus dem Anstieg der Kurve zwischen zwei Ablesungszeiten.

Besonders anschaulich zeigt die Abb. 30b die Verschiedenheit im zeitlichen Verlauf der positiven und negativen Phototaxis bei diesen Versuchsanordnungen. Das Wort "Präferendum" steht in dieser Abb. in Anführungszeichen, weil der Helligkeitsumfang der Lichtorgeln zu gering war, um die gesamte Verteilung der Planarien zu erfassen. Abschließend sei noch das Aktivitätsverhalten in den Lichtorgeln I und II betrachtet: Auch hier stellte ich den Prozentsatz aktiver Tiere durch direkte Beobachtung fest. Aus Abb. 28 ergibt sich, daß die Aktivitätsrhythmik weniger abnimmt als die Wanderungsintensität zum Präferendum.

Weiterhin zeigt sich, daß die Minima und Maxima der Aktivitätskurven in der Lichtorgel I und Lichtorgel II nicht übereinstimmen und nicht gleich hoch sind. Den Unterschied zwischen den beiden oberen Aktivitätskurven der Abb. 28 hatten wir oben S. 29 auf die verschiedene Beleuchtungsintensität zurückgeführt. Dasselbe trifft offenbar für die Unterschiede zwischen Lichtorgel I und Lichtorgel II zu; eine höhere Beleuchtungsstärke während der Hellphase (HL) bewirkt eine Vorverschiebung des Dunkelzeitmaximums, eine niedrigere wirkt im entgegengesetzten Sinne. In der Lichtorgel II war außerdem die Ausgangsintensität von HL gegenüber Lichtorgel I kleiner, in der Dunkelphase (DL)

aber größer, so daß der Tag-Nachtkontrast geringer wurde. Möglicherweise wurde die Verschiebung der Minima und Maxima dadurch noch begünstigt; eine Erhöhung der Beleuchtungsstärke in HL könnte ebenso wirken wie eine Erniedrigung in DL. Auch in der freien Natur werden die Planarien sicher bei einer bestimmten Beleuchtungsstärke aktiv, und möglicherweise wird es an ihren Ruheplätzen niemals völlig dunkel. Ihr Aktivitätsverhalten dürfte von den verschiedenen wetterbedingten, monatlichen (Mondphasen!) und jahreszeitlichen Beleuchtungsverhältnissen beeinflusst werden, denn der Tag-Nachtkontrast und damit die Steilheit der natürlichen Beleuchtungsgefälle ändern sich vielfältig. Die Planarien werden daher auch verschieden weit zum Tag-bzw. Nacht-Präferendum wandern müssen. In der (relativ) "helleren Nacht" der Lichtorgel II ist tatsächlich die Aktivitätsmenge geringer als in der dunkleren gleicher Dauer von Lichtorgel I. So wären auch lunarperiodische Schwankungen der Lichtpräferenda durch Änderung der photoperiodischen Lichtbedingungen denkbar, die dann bei konstanter Beleuchtung "nachschrwingen" könnten.

5. Lunarperiodische Schwankungen der Lichtpräferenda

In den Monaten Juli bis Dezember 1964 registrierte ich mit Unterbrechungen in den Lichtorgeln I bzw. II fast täglich die Verteilung der Planarien zu den Zeiten der Phasenwechsel, sowie zwei Stunden nach der Intensitätserhöhung, um eventuelle Präferendum-Änderungen der Population im Verlaufe dieser Zeit zu verfolgen. Dabei zeigte es sich, daß die Tiere auf Fütterung, Wassererneuerung und geringe In-

tensitätsveränderungen der Lichtquelle im Laufe der Zeit reagierten. Jedoch waren diese Schwankungen gering gegenüber solchen, die zeitweise ohne jeden ersichtlichen Grund auftraten, wobei sich die Abweichungen oft allmählich einstellten.

In der Literatur sind bereits viele Beispiele für Empfindlichkeitsschwankungen der Lichtsinnesorgane im Verlaufe des Jahres und des synodischen Mondmonats bekannt. So schwankt die spektrale Hellerregung des menschlichen Auges rhythmisch in den genannten Zeiträumen (Dressler 1940). Beim Guppy wiesen Lang und Birukow (1964) lunarperiodische Schwankungen der Farbempfindlichkeit nach; diese Autoren vermuteten, daß auch die Empfindlichkeit für farbloses Licht mondphasenabhängig ist. Deshalb erschien es sinnvoll, bei Untersuchungen über die Tagesperiodik der Lichtpräferenz ebenfalls auf lunarperiodische Einflüsse zu achten. Abb. 31 zeigt die Mittelwerte der Helligkeitswahlen von 80 bis 100 Planarien an den einzelnen Tagen während der Monate Juli/August und Oktober/November/Dezember in den Lichtorgeln I bzw. II. Die verwendeten Werte entstammen Ablesungen 0 bis 2 Stunden nach der täglichen Intensitätserhöhung. Anscheinend bevorzugen die Planarien zur Vollmondzeit Orte geringerer Helligkeit als zur Neumondzeit. In der Zeit zwischen zwei Vollmondphasen scheint sich dagegen die Orientierung nicht zu verändern. In Abb. 32 sind die Ergebnisse der Monate Oktober bis Dezember (vgl. Abb. 31) nach der Synchronisationsmethode (Heckert 1961) verrechnet. Das Minimum einen Tag vor Vollmond erscheint nun besonders ausgeprägt. Die Periodik dieser Kurve ist nach dem "KOLMO-

GOROFF-SMIRNOW-Test für die Güte der Anpassung" (in Lienert, 1962) mindestens auf der 10-Prozent-Stufe gesichert. Die absolut hellsten Orte werden jedoch nicht zur Zeit der Syzygien, sondern zur Zeit des zu- und abnehmenden Mondes aufgesucht. Dieser Unterschied läßt sich allerdings nicht statistisch beweisen. Lunare Einflüsse auf die Rechts- und Linksabweichungen südwärts kriechender Planarien beobachtete F.A.Brown jun. (1963) bei bestimmten Kombinationen von Beleuchtung und Magnetfeldern. Auf die besondere Bedeutung der Quadraturen hat kürzlich Lang (1965) hingewiesen.

6. Präferendum und Aktivität von Einzeltieren in der "indirekten" (projizierten) Lichtorgel

Die Projektion der Graustufen ermöglichte es, das Verhalten von Einzeltieren im Lichtgefälle über einen längeren Zeitraum kontinuierlich zu registrieren und dabei die Lichtrichtung als Orientierungsfaktor vollständig auszuschalten. Die Ansammlung im Präferendum kann dann nur durch phobische Reaktionen der Tiere zustandekommen. Bauers (1953), besonders aber Thiemann (1957) wollten die Phototaxis auf die Suche nach einem Präferendum zurückführen.

Ein absoluter Vergleich der aufgesuchten Lux-Werte mit denen in der 'direkten' Lichtorgel erscheint schon deshalb nicht lohnend, weil qualitativ verschiedene Lampen benutzt wurden. Sie können jedoch ungefähr aus der abgebildeten Eichkurve entnommen werden (vgl. Abb. 3b).

Als erstes prüfte ich das Verhalten von 12 Tieren in dieser Lichtorgel im 12/12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel

(Lichtzeit von 6⁰⁰ bis 18⁰⁰ Uhr). Die Planarien konnten zwischen zehn verschiedenen Helligkeitszonen wählen. Die Filterstellung im Projektor erlaubte es den Tieren nicht, sich nach der Lichtrichtung zu orientieren, denn die Laufgänge verliefen quer zur Lichtrichtung. In Abb. 33 scheinen der Aktivitätsverlauf und die tageszeitlichen Helligkeitswahlen während der Lichtzeit gut übereinzustimmen (vgl. auch Abb. 23). Die Beziehungen zwischen der tageszeitlichen Vorzugshelligkeit und der Aktivität in der projizierten Lichtorgel dürften mit denen in der direkten Lichtorgel vergleichbar sein (s. oben S. 33 ff. sowie Abb. 21-25). Die Abb. 34 zeigt, daß auch in der projizierten Lichtorgel die größere Aktivitätsmenge einzelner photographisch registrierter Tiere sowie die einer Grundgesamtheit von mehreren Planarien mit der Wahl einer höheren Beleuchtungsstärke verbunden ist. Der Klasse "0-Prozent Aktivität" kann das "Ruhepräferendum", der Klasse "100-Prozent Aktivität" das "Aktivitätspräferendum" zugeordnet werden. Hieraus läßt sich jedoch nicht erkennen, in welcher Helligkeitszone sich die aktive bzw. die inaktive Planarie zu den verschiedenen Tageszeiten aufhält. Deshalb muß das tageszeitliche Präferendum aktiver und inaktiver Tiere in jedem Falle getrennt registriert und gezeichnet werden. Die Übereinstimmung des Verlaufs der Aktivitäts- und Orientierungskurven in den Abb. 19 und 33 läßt sich also im gleichen Sinne wie bei der Abb. 23 (vgl. oben S. 35) deuten und ist daher ebenfalls auf den in der Literatur häufigen systematischen Fehler der Auswertung der Gesamtheit der untersuchten Tiere zurückzuführen. Die Tagesperiodik des Lichtpräferendums bei Tieren

ist bisher noch nicht getrennt für Aktivität und Inaktivität untersucht worden.

Außerdem ergaben sich Hinweise dafür, daß das mittlere tägliche Ruhepräferendum der Planarien beim Übergang vom Normaltag zum Dauerlicht etwa synchron mit der Aktivitätshemmung (vgl. oben S. 31) zunächst in dunklere Bereiche wandert, ehe nach einigen Tagen eine endgültige Helligkeitszone als Ruheplatz gewählt wird. Zur Erklärung dieses Verhaltens müssen weitere Untersuchungen abgewartet werden. Es ist anzunehmen, daß die photosensible Stimmung sowohl bei aktiven als auch bei inaktiven Planarien meßbar zum Ausdruck kommt.

Erörterung der Befunde

1. Rhythmik der negativen Phototaxis

Ähnlich wie z.B. beim Kornkäfer (Calandra granaria L.) (Birukow 1964, Hischer 1965, unveröffentlicht) und bei Euglena (Pohl 1948, Bruce 1960) ließ sich auch bei Euplania gonocephala ein tageszeitlicher Rhythmus der negativen Phototaxis nachweisen. Die negativ phototaktische Orientierungsgenauigkeit ist zur Nachtzeit bei der Bachplanarie am stärksten. Sie äußert sich in der tageszeitlich verschiedenen Streuung der vom Licht wegführenden Läufe, kann jedoch sowohl von der periodischen Schwankung des steuernden Apparates (Taxis) als auch von der Photosensibilität abhängen. In welchem Maße die beiden Faktoren für den Rhythmus letztlich verantwortlich sind, muß auf Grund dieser Versuche noch offen bleiben. Der Rhythmus ist ähnlich wie beim Kornkäfer sehr stark an den Lichtzeitgeber gebunden. Dies zeigt sich sowohl in seiner raschen Anpassung an den phasenverkehrten Tag als auch im allmählichen Erlöschen in konstanten Lichtbedingungen (Dauerlicht und Dauerdunkel). Die Orientierungsperiodik der Bachplanarie ist jedoch eine echte tagesrhythmische Erscheinung, wie ihr allmähliches Verschwinden in diesen Bedingungen beweist, nicht jedoch auf periphere oder zentrale Adaptationen zurückführbar. Dagegen spricht auch das mögliche Fortdauern des Rhythmus unter Bedingungen des extremen Kurztages mit zwei Stunden Helligkeit.

Außer der Tageszeit beeinflußt auch der Lichteinfalls-

winkel die Genauigkeit der negativ-phototaktischen Einstellung entscheidend: sie ist dessen $\cos$ direkt proportional.

2. Orientierungsrhythmik und Aktivität

Anders als bei den bisher festgestellten Verknüpfungen zwischen dem tageszeitlichen Verlauf der Aktivität und der Phototaxisstärke (Birukow 1964, Rensing 1965), in denen ein Aktivitätsanstieg stärkerer "photopositiver Stimmung" entsprach, scheint sich bei den Planarien umgekehrt die negative Phototropotaxis mit steigender Aktivität zu erhöhen. Worauf dieser Unterschied beruht, ist z.Zt. noch unbekannt; die Variabilität solcher Beziehungen kann verschiedene Ursachen haben.

Auch die lokomotorische Aktivität von Euplanaria gonoccephala wird, wie Messungen sowohl an Einzeltieren als auch an Versuchspopulationen ergaben, sehr stark durch den Lichtzeitgeber gesteuert. Spontanfrequenzen in konstanten Lichtbedingungen lassen sich nicht feststellen. Erschwerend für ihren Nachweis ist die außerordentlich starke Variabilität der tageszeitlichen Aktivitätsänderungen. Sie zeigt sich vor allem beim Einzeltier; das "normale" Aktivitätsmuster resultiert erst im statistischen Durchschnitt zahlreicher Registriertage eines Einzeltieres oder eines Tages einer Population. Das Aktivitätsmuster ist "biphasisch" und dürfte dem eines dämmerungsaktiven Tieres entsprechen. Die Lage der Minima und Maxima hängt offensichtlich von der Beleuchtungsstärke in der Lichtphase ab: bei 5 lx gegenüber

250 lx verzögern sie sich um etwa 4 Stunden. Nimmt man (trotz des fehlenden Nachweises) einen circadianen endogenen Rhythmus an, so würde eine Intensitätserhöhung dessen positive Phasenwinkeldifferenz verringern (Wever 1962). Die Planarien wären dann eher den hellaktiven Tieren zuzuordnen. Weitere Untersuchungen zur Beleuchtungsabhängigkeit der Aktivitätsperiodik sind erforderlich.

3. Tagesperiodische Änderungen der Vorzugshelligkeit

Erstmalig gelang es, einen Tagesrhythmus in der Vorzugshelligkeit nachzuweisen, die die Tiere in verschiedenen Lichtorgeln, deren Lichtgefälle und Helligkeitsunterschiede zwischen Tag und Nacht beliebig variiert werden konnten, wählten. Die relative Wanderungsgeschwindigkeit bei beliebiger Abstufung des Lichtgefälles und beliebigem Kontrast zwischen Tag- und Nachthelligkeit bleibt konstant. Daher ließ sich die Wanderung zum jeweiligen Präferendum in Form einer leicht asymmetrischen sinusähnlichen Schwingung darstellen (Abb. 33b). Die Asymmetrie beruht auf der verschiedenen Wanderungsgeschwindigkeit zwischen den beiden Phasenwechseln.

Ein Zusammenhang zwischen der Aktivität und der Vorzugshelligkeit zeigte sich zunächst darin, daß die aktiveren Tiere die helleren Orte der Lichtorgel bevorzugen. Das gilt auch in der "projizierten" Orgel (vgl. oben S. 44 ff.), die jede Wahrnehmung der Lichtrichtung durch das Versuchstier ausschloß und ihm nur die phobische Orientierung erlaubte. Endlich bestätigte auch der direkte Vergleich von Aktivität

und Präferendum beim Einzeltier, daß jeder höheren Aktivitätsstufe (-menge) eine individuell bestimmte größere Vorzugshelligkeit entspricht.

Nach Precht (1951), Bauers (1953) und Thiemann (1957) dient die Phototaxis wirbelloser Tiere zum Aufsuchen des Präferendums, in welchem die Tiere indifferent werden, während jede Abweichung davon erneute phototaktische Reaktionen auslöst. In einem Gefälle ohne bevorzugte Beleuchtungsrichtung kann die Vorzugshelligkeit nur mittels ungerichteter Unterschiedsreaktionen aufgesucht werden; tritt in einem gerichteten Lichtreizfeld noch die topische Komponente hinzu, so ist es nicht leicht zu entscheiden, welchen Anteil die phobische und die tropotaktische Orientierungsform beim Aufsuchen des Präferendums haben. In der "projizierten" Lichtorgel ist dagegen die Ansammlung der Planarien im Präferendum sicherlich nur auf phobische Reaktionen zurückzuführen.

4. Lunare Einflüsse bei der Wahl der Vorzugshelligkeit

Die Ursachen dieses mondphasenabhängigen Rhythmus lassen sich z.Zt. ebensowenig klären, wie z.B. bei den lunarperiodischen Änderungen der Farbempfindlichkeit beim Menschen (Dresler 1940) oder beim Guppy (Lebistes reticulatus) (Lang und Birukow 1964, Lang 1966 im Druck).

Nach F.A.Brown jr. (1963) hängen monphasenabhängige Richtungsänderungen nach Süden kriechender Planarien mit dem Erdmagnetismus zusammen. Denkbar wäre auch eine photoperiodische Steuerung des lunaren Rhythmus durch Beleuchtungs-

unterschiede in mond hellen und mondlosen Nächten, wie sie Hauenschild (1955, 1960) für das Schwärmen von Platynereis nachwies. In unseren Versuchen blieb zwar der Beleuchtungsunterschied zwischen Tag und Nacht konstant, doch könnte sich auch dabei ein endogener oder noch nachklingender Mondphasenrhythmus behauptet haben. Auch läßt es sich nicht entscheiden, ob der Mondrhythmus durch Interferieren eines annähernd 24-stündigen "solaren" mit einem mondentägigen (lunaren) Rhythmus zustandekommt (vgl. Bünning, "Physiologische Uhr" 1963, z.B. Eientleerung von Dictyota).

In künftigen Versuchen wäre die Mondphasenrhythmik im Laboratorium aufgewachsener Tiere, die niemals zuvor Vollmondnächte erfahren hatten, zu prüfen. Die Planarien scheinen besonders günstige Versuchsobjekte für das Studium lunarperiodischer Erscheinungen zu sein.

Zusammenfassung

1. Im gerichteten Lichtreizfeld ohne Beleuchtungsgefälle wurde die negativ-phototaktische Orientierungsgenauigkeit einer Gruppe von E.gonocephala im 12/12-stündigen-Kunsttag, im extremen Kurztag, Inverstag und unter Dauerlicht- sowie Dauerdunkelbedingungen gemessen. Ein Tagesrhythmus der negativen Phototaxis wurde im Normaltag festgestellt. Die Inversion sowie die Reversion ließen sich bereits nach einem Umstimmungstag erreichen. Im Dauerlicht und Dauerdunkel verschwindet der Rhythmus nach einer kurzen Nachschwingung.
2. Die negativ-phototaktische Orientierungsgenauigkeit ändert sich ungefähr mit dem $\cos$ des Lichteinfallswinkels. Bei Einfallswinkeln über ca. 70° ist eine gerichtete Orientierung unmöglich.
3. Die Aktivitätsperiodik wurde im 12/12-stündigen-Tag sowie im Dauerlicht und Dauerdunkel gemessen und mit der Orientierungsperiodik verglichen. Die Planarien sind nacht- bzw. dämmerungsaktiv; im Normaltag ähnelt das biphasische Aktivitätsmuster stark der Orientierungskurve. Im Dauerlicht schwingt die Aktivitätsperiodik des Normaltages nach und erlischt nach längerem Aufenthalt vollständig.
4. Im Lichtgefälle mit wahrnehmbarer Lichtrichtung verändert E.gonocephala ihre Vorzugshelligkeit in der Lichtorgel tageszeitlich, wenn ein 12/12-stündiger-LD-Tag ge-

boten wird, jedoch nicht synchron mit der Aktivität. Im Dauerlicht mit wechselnden Ausgangsintensitäten zur Tages- und Nachtzeit ändert sich das Vorzeichen der Phototaxis zur Zeit des Phasenwechsels des Lichtzeitgebers. Das Aktivitätsverhalten variiert in Abhängigkeit vom Verhältnis der Helligkeiten am Tage und zur Nachtzeit.

5. In drei aufeinanderfolgenden Monaten trat im Lichtgefälle mit wahrnehmbarer Lichtrichtung ein mondphasenabhängiger Rhythmus bei der Wahl der Vorzugshelligkeit auf.
6. In einem Lichtgefälle ohne wahrnehmbare Lichtrichtung konnte das Präferendum- und Aktivitätsverhalten von Einzeltieren über länger als 24 Stunden kontinuierlich verfolgt werden.
7. Aktive Tiere halten sich in durchschnittlich helleren Zonen als inaktive auf. Zur Untersuchung der Präferendumrhythmik müssen aktive und inaktive Tiere getrennt geprüft werden, da sonst die "photosensible Stimmung" nicht zum Ausdruck kommt.
8. Die experimentellen Befunde werden im Hinblick auf allgemeine Probleme der Rhythmik sowie auf die Lebensweise der Versuchstiere diskutiert.

Literaturverzeichnis

- Aschoff, J. (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern. Z.f. Tierphysiologie 15, 1 - 30.
- Ders.(1959): Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsbedingungen. Pflügers Archiv 270, 9.
- Ders. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. In: Kükenthal, Handb. der Zoologie 8, Teil 11, 1 - 75.
- Aschoff, J., u. R.Weaver(1962a): Aktivitätsmenge und α/δ - Verhältnis als Meßgrößen der Tagesperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 88 - 101.
- Dies. (1962b): Über Phasenbeziehungen zwischen biologischer Tagesperiodik und Zeitgeberperiodik. Z. vergl. Physiol. 46, 115 - 128.
- Bauers, C. (1953): Über die Orientierung wirbelloser Tiere zum Licht. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 64, 348 ff.
- Bläsing, J. (1953): Experimentelle Untersuchungen über den Umfang der ökologischen und physiologischen Toleranz von Planaria alpina DANA und Planaria gonocephala DUGES. Zool. Jb. Abt. Allgem. Zool. u. Phys. 64.
- Birukow, G. (1962): Tages- und Lunarperiodizität bei der Aktivität und Orientierung des Kornkäfers Calandra granaria L. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1962, 269.
- Ders. (1964): Aktivitäts- und Orientierungsrhythmik beim Kornkäfer (Calandra granaria L.) Z. f. Tierpsychol. 21, 279 - 301.
- Book, (1937): Lichtrückeneinstellung und andere lokomotorische Lichtreaktionen bei Planaria gonocephala. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. 56, 501 - 530.

Brown jr., F.A. (1963): Biol. Bull. 125, 206 - 225.

Bünning, E.: Die physiologische Uhr. Springer, Berlin, Heidelberg, Göttingen, 1963.

Di Milia, A. u. Geppetti, L. (1964): Osservazioni sul ritmo di apertura e chiusura di Actinia equina L. in condizioni sperimentali. Estratto dal Monitore Zoologico Italiano. Vol. LXXII, Fasc. 3 - 4, 203 - 214.

Dresler, A. (1940): Über eine jahreszeitliche Schwankung der spektralen Hellempfindlichkeit. Das Licht 10, 79 - 82.

Dürrwächter, G. (1957): Untersuchungen über Phototaxis und Geotaxis einiger Drosophila-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. Zeitschr. f. Tierpsychol. Band 14, Heft 1, S. 1 - 28.

Fraenkel, G.S., u. Gunn, D.L. (1940): The Orientation of Animals: Kineses, Taxes and Compass Reaktionen. Oxford.

Greenberg, L.D., u. Schmidt, C.L.A. (1936): Studies on the properties of a growth-promoting factor Planaria maculata. J. of exper. Zool. 73, 375 - 392.

Halberg, F. (1960): Temporal coordination of physiologic function. Cold Spring Harbor Symp. on quant. biol. 25, 289.

Heckert, H. (1961): Lunationsrhythmen des menschlichen Organismus, Probleme der Bioklimatologie Band 7, Akad. Verlagsges. Geest und Portig K.G. Leipzig.

Henke, G. (1956): Über die Photokinese bei Planarien. Untersuchungen an geteilten Tieren. Nat. wiss. Jg. 43, 137.
Ders. (1962): Die Strudelwürmer des Süßwassers. Die neue Brehm-Bücherei, 299.

Hess, O.T. (1930): The effects of pure solutions of sodium potassium and calcium chlorides on the oxygen consumption

of Planaria dorotocephala. Z. vergl. Physiol. 3, 9 - 47.

Hauenschild, C. (1960): Lunar Periodicity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. XXV, 491 - 497.

Hischer, R. (1965), unveröffentlicht.

Jahn, T.J., and Crescitelli (1940): Diurnal changes in the electric response of the compound eye. Biol. Bull. 78, 42 - 52.

Kanatani, H. (1957): Further studies on the effect of crowding on supplementary eyeformation and fission in the planarians, Dugesia gonocephala. J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, Sect. 4, 8, 23 - 29.

Koehler, O. (1931): Beiträge zur Sinnesphysiologie der Süßwasserplanarien. Z. vergl. Physiol. 16, 606 ff.

Ders. (1957): Lichtempfindlichkeit und Lichtsinn niederer Tiere. Studium generale 10 (4).

Kühn, A. (1919): Die Orientierung der Tiere im Raum. G. Fischer, Jena.

Lang, H.-J. (1964): Über lunarperiodische Schwankungen der Farbempfindlichkeit beim Guppy (Lebistes reticulatus). Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. in Kiel, 379 - 386.

Ders. u. Birukow, G. (1964): Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl.II, Nr. 19, 255 - 262.

Ders. (1965): Übereinstimmungen im Verlauf lunarer Rhythmen bei verschiedenartigen biologischen Vorgängen, Nat. wiss., H 13, 401.

Ders. (1966): unveröffentlicht.

Lemke, G. (1935): Beiträge zur Lichtorientierung und zur Frage des Farbensehens bei Planarien. Z. vergl. Physiol., 22, 298 ff.

- Lewontin, R.C. (1959): On the anomalous response of Drosophila pseudoobscura to light. Amer. Naturalist 93, 321.
- Lienert, G.A. (1961): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Anton Hain, Meisenheim am Glan.
- Lotz, R. u. Fritz, H. (1963): Die spektrale und energetische Strahlungsabhängigkeit der "Präferendumeinstellung" von Dugesia (=Planaria) gonocephala. Nat. wiss. 50, H.6, 232.
- Marriott, F.H.C. (1958): The absolute light-sensitivity and spektral threshold curve of the aquatic flatworm Dendrocoelum lacteum. J. Phys. (London) 143, 369 - 379.
- Merker, E. u. Gilbert, H. (1932): Die Widerstandsfähigkeit von Süßwasserplanarien in ultravioletttem Licht. Zool. Jb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, 50, H. 4.
- Moser, J. (1962): Phasenverschiebungen der endogenen Tagesrhythmik bei Phaseolus durch Temperatur- und Lichtintensitätsänderungen. Planta 58, 199 - 219.
- Palmer, John D. (1964): A persistent, light-preference rhythm in the Fiddler Crab, Uca pugnax and its possible adaptive significance. Amer. Naturalist, Vol.CVIII, No. 903, 431 - 434.
- Pittendrigh, C.S. (1960): Circadian rhythms and the circadian organisation of living systems. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 159 - 182.
- Pittendrigh, C.S. and Bruce, V.G. (1957): An oscillator model for biological clocks. Rhythmic and Synthetic Processes in Growth. Princeton Univ.Press.
- Pohl, R. (1948): Tagesrhythmik im phototaktischen Verhalten der Euglena gracilis. Z. Naturforschung. 3b, 367-374.
- Precht, H. (1951): Über die Orientierung der Tiere zum Licht. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. in Wilhelmshaven.

- Reisinger, E. (1923): Turbellaria. In: Schulze, P.: Biologie der Tiere Deutschlands. Lief. G, T. 4.
- Remmert, H. (1960): Über tagesperiodische Änderungen des Licht- und Temperaturpräferendums bei Insekten. (Untersuch. an Cicindela campestris und Gryllus domesticus). Biol. Zbl. 79, 577 - 584.
- Ders. (1966): Biologische Periodik. Handbuch der Biologie, Bnd. V, Heft 14-19, Lief. 179, 335 - 411.
- Rensing, L. (1965): Tagesperiodik von Aktivität und Phototaxis bei Corixa punktata und Anticorixa Sahlbergi. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 50, 250 - 253.
- Reynoldson, T.B. (1958): The quantitative ecology of lakew-dwelling triclads in northern Britain. Oikos 9, 94 - 138.
- Rimet, M. (1960): Persistance rythmique dans le phototropisme de Daphnia pulex de Geer. Ann. biol. Sér.III, 64, 189.
- Roberts, S.K.de F. (1962): Circadian activity rhythms in cockroaches. II. Entainment and phase shifting. J.cell.comp. Physiol., 59, 175 - 186.
- Schlieper, C. (1951): Temperaturbezogene Regulationen des Grundumsatzes bei wechselwarmen Tieren. Biol. Zbl. 69, 216 - 226.
- Ders. (1952): Stoffwechsel steno- und eurythermer Arten. Biol. Zbl. 71.
- Schmidt-Koenig, K. (1961): Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. Z. f. Tierpsych. Bnd. 18, H.2, 221 - 244.
- Steinmann, P. u. Bresslau, E. (1913): Die Strudelwürmer (Turbellaria). Monogr. einheim. Tiere 5.
- Sweeney, B., and Hastings, J.W. (1960): Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 87 - 104.

- Taliaferro, W.H. (1920): Reactions to light in Planaria maculata, with special reference to the funktion and structure of the eyes. J. Exp. Zool. 31, 60 - 116.
- Thiemann, W. (1957): Phototaxis als Präferendum-Einstellung (Pl. gonocephala). Zool. Jb. Physiol. 67, 177 - 206.
- Viaud, G. (1951): Le phototropisme chez les Cladocères, les Rotifères et les Planaires. Ann. Biol. 27.
- Wever, R. (1962): Zum Mechanismus der biologischen 24-Std.-Periodik. Kybernetik 1, 139 - 154.
- Ders. (1963): Zum Mechanismus der biologischen 24-Std.-Periodik. II. Mitt. Der Einfluß des Gleichwertes auf die Eigenschaften selbsterregter Schwingungen. Kybernetik 1, 213 - 231.
- Ders. (1964): Zum Mechanismus der biologischen 24-Std.-Periodik. III. Mitt. Anwendung der Modell-Gleichung. Kybernetik 2, 127 - 144.
- Wuttke, W. (1965): Untersuchungen zur Aktivitätsperiodik bei Euscorpius carpathicus L. (Chactidae), Nat. Diss., unveröff.

Anzahl [α] $\times$	Inkreis	Mittelkreis	Außenkreis
0	77	66	64
5	75	106	134
10	122	137	128
15	100	118	120
20	121	100	84
25	74	86	72
30	110	77	83
35	33	54	56
40	73	61	60
45	25	38	41
50	53	36	38
55	20	19	26
60	38	26	21
65	12	12	18
70	20	26	23
75	6	9	8
80	21	16	14
85	2	6	4
90	16	8	16

α = Winkelabweichung vom negativ-phototaktischen Sollwert (180°).

Tab. 1: Anzahl der Wahlen, alle in ein Kreisviertel eingetragen.

α	A		B	
	Lichtquelle I		Lichtquelle II	
	$10^4 \cdot s^{-2}$	$(10^4 \cdot s^{-2})^{1,273}$	$10^4 \cdot s^{-2}$	$(10^4 \cdot s^{-2})^{0,77}$
10			6,99	4,47
20	4,60	6,98	4,51	3,19
30	2,15	2,65		
40	2,55	3,28		
45			4,63	3,11
50	1,90	2,26		
60	2,05	2,49		
70	1,09	1,12	1,34	1,25
80	1,01	1,01	0,354	0,946
90	0,918	0,897	1,03	1,02

α = Lichteinfallswinkel

s = Streuung der Orientierungsläufe um 180°

Durch die Exponenten in den rechten Spalten wurden die beiden logarithmischen Kurven aus den reziproken Varianzen der linken Spalten der Tabellen A und B auf etwa die gleiche Amplitude gebracht.

Tab. 2: Konzentration der Laufrichtungen um 180° (Streuung) bei verschiedenen Lichteinfallswinkeln.

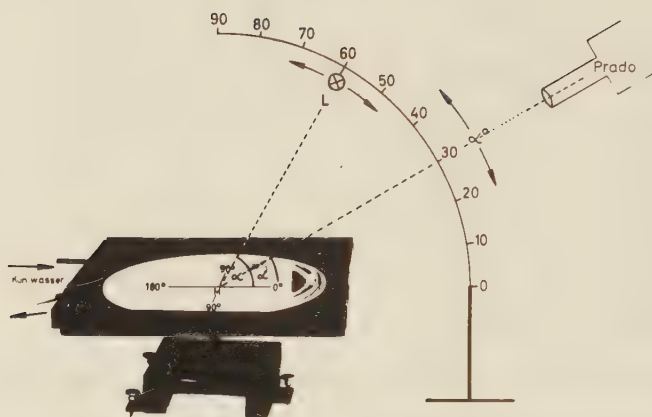


Abb. 1: Apparatur zur Messung der negativen Phototaxis im Lichtreizfeld ohne Beleuchtungsgefälle bei wirk-samer Lichtrichtung. Lichteinfallswinkel = 30° .

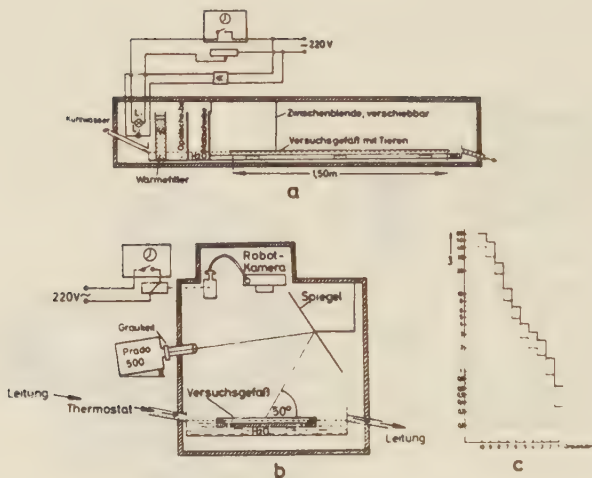


Abb. 3a: "Direkte Lichtorgel"

L_1 =Lichtquelle, Ausgangsintensität I_1 im Lichtgefälle während HL (Hellphase des Kunsttages)

Leuchtdauer wird durch Schaltuhr geregelt,

L_2 =Lichtquelle 2, Ausgangsintensität I_2 , brennt

dauernd, erzeugt das Lichtgefälle während DL (Dunkelphase des Kunsttages).

b: "Projizierte Lichtorgel"

Weitere Erklärungen im Text.

c: Helligkeitszonen der "projizierten Lichtorgel" bei (-----) waagerechter und in Lichtrichtung (——) gehaltener Meßzelle.

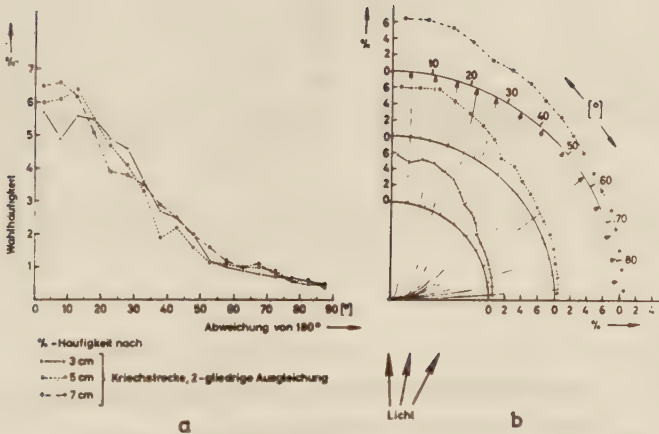


Abb. 4: Prozent-Häufigkeit (Ordinate) von Richtungswahlen in den einzelnen Winkelklassen (Abzisse) bei ca. 1000 Einzelläufen nach verschiedenen langer Laufstrecke.

a: lineare Auftragung der Winkelklassen.

b: zirkuläre Verteilung der Läufe.

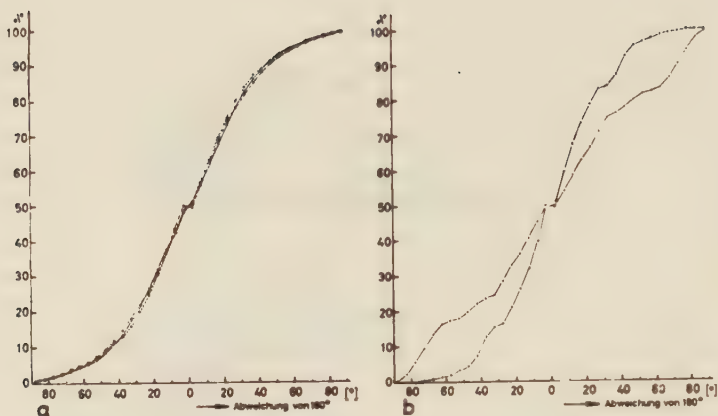


Abb. 5: Prozentsummenkurven der Häufigkeitsverteilung der Tiere nach Orientierungsläufen

a: bei verschieden langer Kriechstrecke (ca. 1000 Einzelläufe/Kurve).

- 7 cm
- ... 5 cm Kriechstrecke
- 3 cm

b: nach 7 cm Kriechstrecke zu verschiedenen Tageszeiten während des 12/12-stündigen-Kunsttages (ca. 50 Einzelläufe/Kurve).

Ordinate: Summenprozent der Häufigkeitsverteilung.

Abszisse: Winkelklassen.

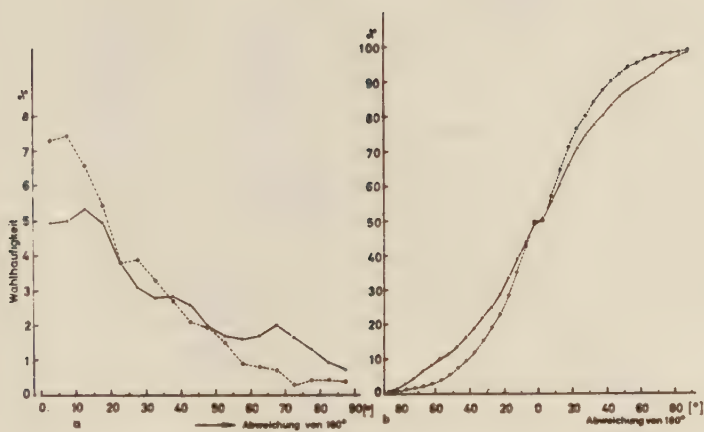


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung im Kreis nach Orientierung unter zwei verschiedenen Versuchsbedingungen (2-gliedrige Ausgleichung, ca. 350 Einzelablesungen je Kurve).

a: Prozent-Häufigkeitsverteilung nach 7 cm Kriechstrecke.

Ordinate: Häufigkeitsverteilung auf die einzelnen Winkelklassen in % aller Versuchstiere.

b: Prozent-Summenkurve.

Ordinate: Summenprozente der Laufverteilung auf die einzelnen Winkelklassen.

Abszisse: Winkelklassen.

— Normaltag
 - - - - - Dauerdunkel

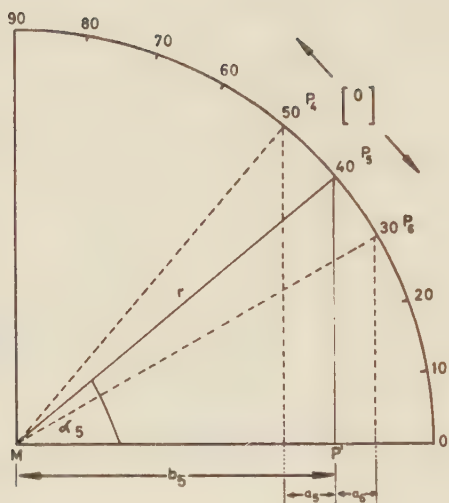


Abb. 7: Versuchsanordnung zur Korrelation zwischen der Orientierungsgenauigkeit und dem $\cos$ des Lichteinfallswinkels

Darstellung der Beziehung zwischen α und $\cos \alpha$ im Versuch.

M = Tiereinsatzstelle

n = Standortindex

P_n = Standort der Lichtquelle

der Lichtquelle

α_n = Lichteinfallswinkel

$n_0 \triangleq \alpha_0 = 90^\circ$

$\overline{MP} = r = 1$

$n_1 \triangleq \alpha_1 = 80^\circ \dots$

$a_n = \cos \alpha_n - \cos \alpha_{n-1}$

$n_9 \triangleq \alpha_9 = 0^\circ$

$b_n = \sum a_n = \cos \alpha_n$

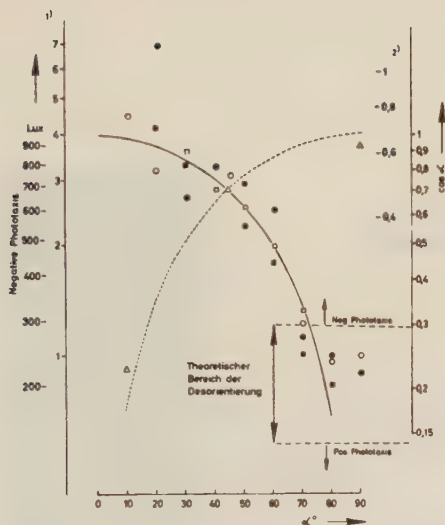


Abb. 8: Korrelation zwischen der Orientierungsgenauigkeit und dem $\cos$ des Lichteinfallswinkels.

- Lichtquelle I^x)
 - Lichtquelle I, 3-gliedrige Ausgleichung
 - Lichtquelle II^x)
 - Calandra granaria xx)
- $\cos \alpha$; --- $\sin \alpha$; ▲ Lux, Lichtquelle II

} Euplana-
ria
gonoc-
phala

Ordinate: Logarithmus der reziproken Varianz, $\cos$, Beleuchtungsstärke (lx).

Abszisse: Winkel α .

1) x) 50 Läufe/Kurvenpunkt,

2) xx) 120 Läufe/Kurvenpunkt.

Für die Überlassung der Werte danke ich Fräulein R.Hischer.

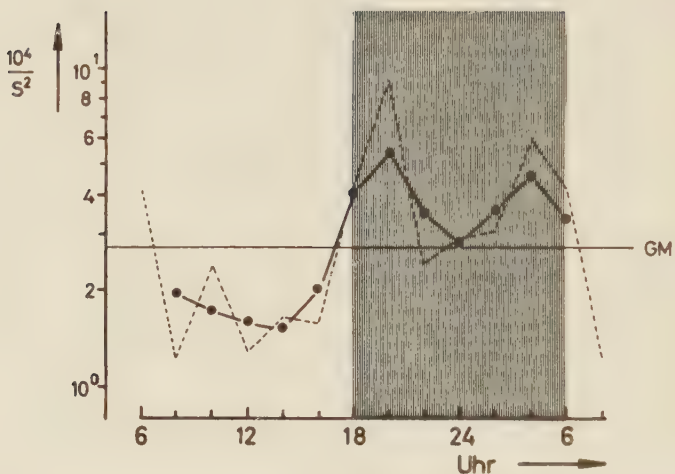


Abb. 9: Die negativ-phototaktische Orientierungsgenauigkeit zu den verschiedenen Tageszeiten im 12:12-stündigen Normaltag. Weitere Erklärung im Text.

Ordinate: Logarithmus der reziproken Varianz (um 180°).

Abszisse: Tageszeiten (MEZ).

● — ● Glättung über 3 Tageszeiten

----- ungeglättete Werte

GM=Geometrisches Mittel

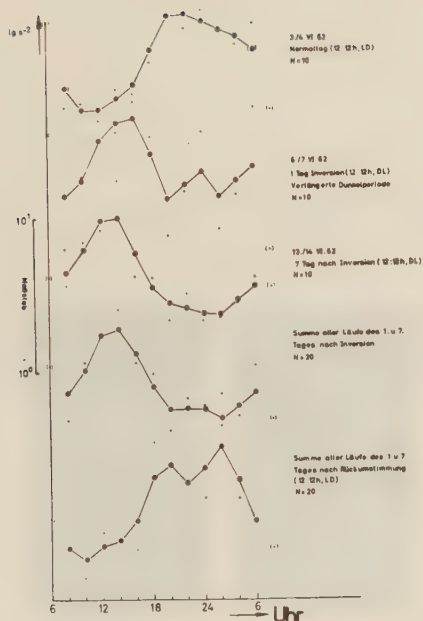


Abb. 10: Die negative Phototaxis im phasenverkehrten Tag.

Die durchgezogene Kurven zeigen die Verhältnisse nach Glättung über drei Versuchszeiten. Die reziproken Varianzen zu den Versuchszeiten sind als kleinere Punkte eingetragen.

N=Anzahl der Läufe pro Kurvenpunkt.

Ordinate: Logarithmus der reziproken Varianz (um 180°).

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

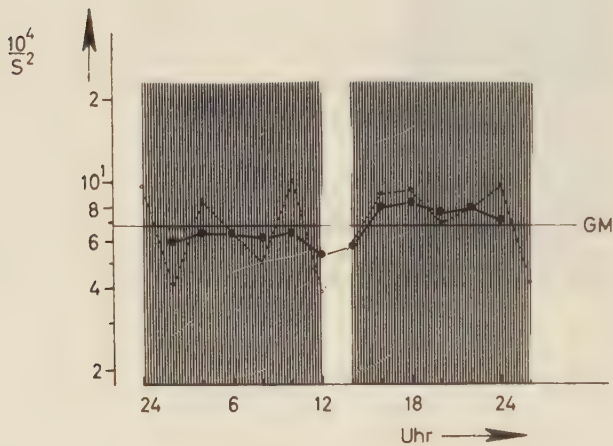


Abb. 11: Die negative Phototaxis im extremen Kurztag.

----- Einzelwerte zu den verschiedenen Tageszeiten

●—● Glättung über 3 Versuchszeiten

n=60 Läufe je Kurvenpunkt

GM= geometrisches Mittel

Ordinate: Logarithmus der reziproken Varianz (um 180°).

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

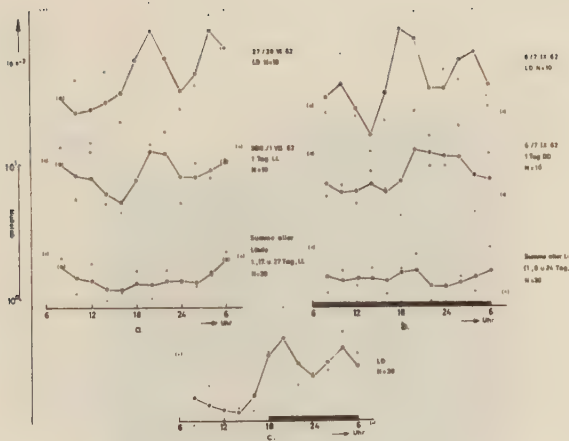


Abb. 12: Die negative Phototaxis unter konstanten Lichtbedingungen.

- a.) Übergang zum LL, linke Bildreihe
- b.) Übergang zum DD, rechte Bildreihe,
- c.) LD, Mitte unten.

Symbole wie in Abb. 10.

Ordinate: Logarithmus der reziproken Varianz (um 180°).

Abzisse: Uhrzeit (MEZ).

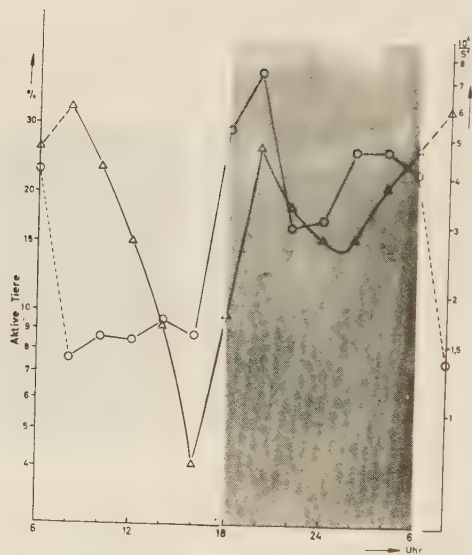


Abb. 13: Vergleich der negativ-phototaktischen Orientierungsgenauigkeit (○—○, rechte Ordinate) mit der Aktivitätsmenge (Δ—Δ, linke Ordinate) zu den verschiedenen Tageszeiten (Abszisse) des 12/12-stündigen LD-Tages.

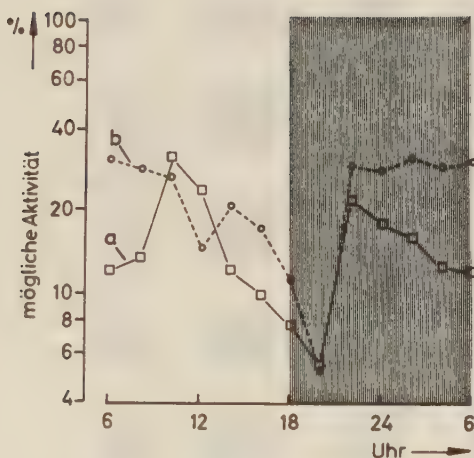


Abb. 14: Aktivitätsmuster im 12/12-stündigen-LD-Kunsttag bei 5 lx.

a.) Aktivitätsmuster des Tieres LD₂, gemittelt über 14 Kunsttage, vom 18.V. bis 31.V.1965.

b.) Aktivitätsmuster von 5 Tieren. Gemittelt wurden insgesamt 42 24-stündige Perioden.

Ordinate: Aktivitätsmenge in 2 Stunden in % der in dieser Zeit möglichen Aktivitätseinheiten.

Abzisse: Uhrzeit (MEZ).

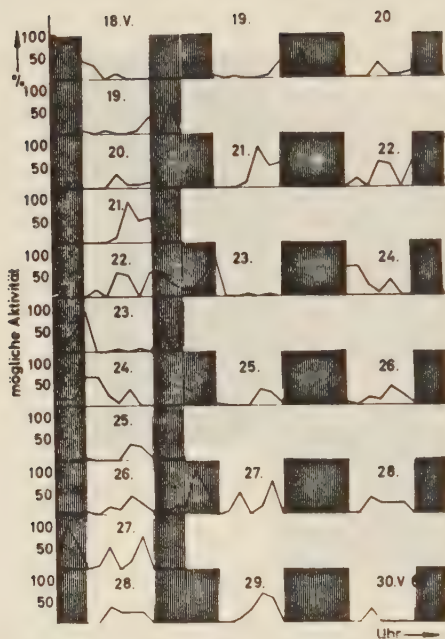


Abb. 15: Aktogramm von Tier LD₂ während der einzelnen aufeinanderfolgenden Perioden.

Ordinate: Aktivitätsmenge in 2 Stunden in % der in dieser Zeit möglichen Aktivitätseinheiten.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ): Lichtzeit 6⁰⁰ bis 18⁰⁰
Dunkelzeit 18⁰⁰ bis 6⁰⁰

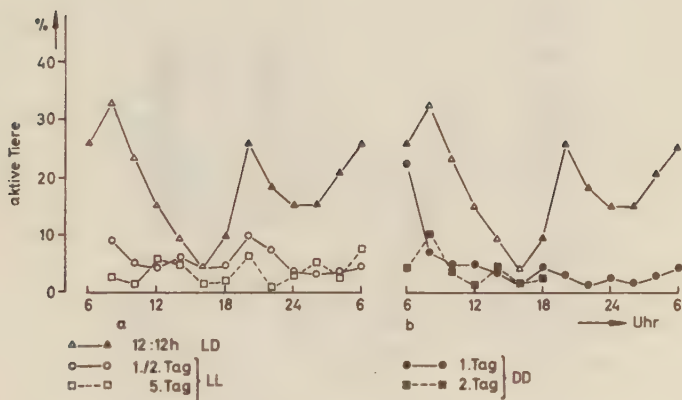


Abb. 16: Aktivitätsmuster unter Dauerbedingungen im Vergleich zum Normaltag.

a.) Übergang zu LL (ca. 170 Ablesungen/Kurvenpunkt).

b.) Übergang zu DD (ca. 165 Ablesungen/Kurvenpunkt).

Ordinate: Anzahl der Tiere im Aktivitätszustand in % aller Versuchstiere.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

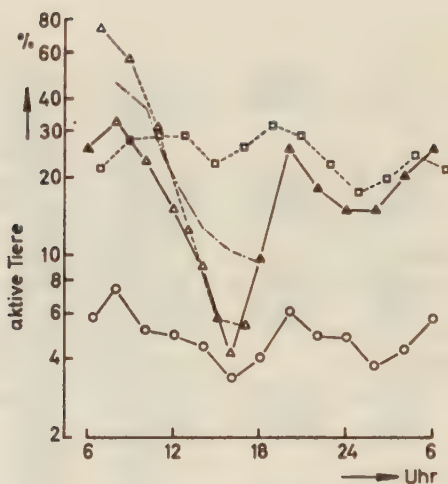


Abb. 17: Aktivitätsmuster im Dauerlicht und im Normaltag.

▲——▲ LD (wie in Abb. 13)

○——○ 1., 5., 9. u. 15. Tag LL(250-300 lx) gemittelt, ca. 170 Tiere.

□-----□ 2.-8. Tag LL gemittelt, 12 Tiere, "projizierte Lichtorgel".

▲-----▲ 5-Tagemittel LD, 12 Tiere, "projizierte Lichtorgel", Hellphase.

——— 16-Tagemittel LD, "direkte" Lichtorgel 0, ca. 100 Tiere.

Ordinate: Anzahl der Tiere im Aktivitätszustand in % aller Versuchstiere.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

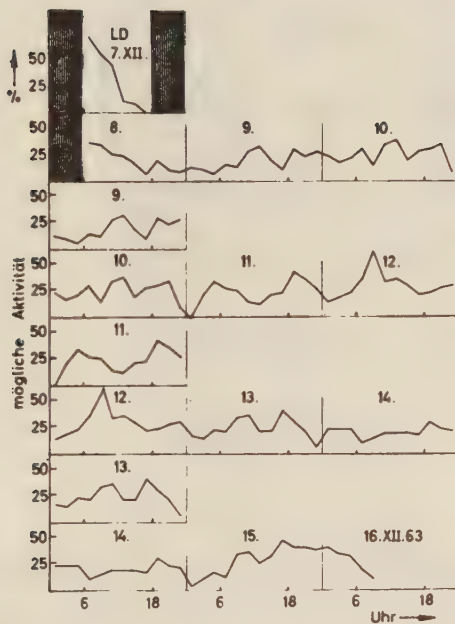


Abb. 18: Aktivitätsmuster von 12 Tieren beim Übergang vom Normaltag zum Dauerlicht in der "projizierten" Lichtorgel.

Ordinate: Aktivitätsmenge in 2 Stunden in % der in dieser Zeit höchsten erreichbaren Aktivitätsmenge.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

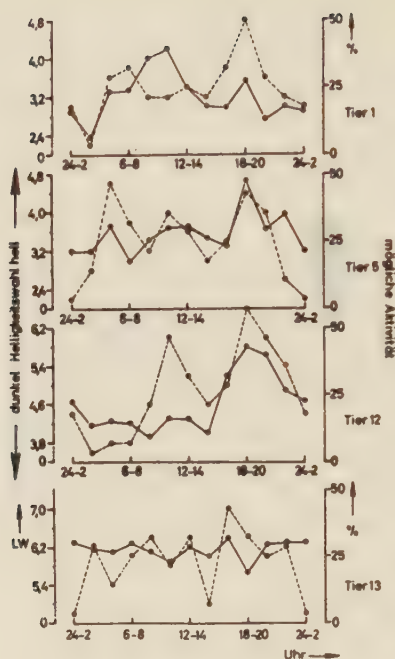


Abb. 19: Aktivitätsmuster und im Mittel bevorzugte Helligkeit von einzeln registrierten Tieren, 2.-8. Aufenthaltstag im Dauerlicht der "projizierten Lichtorgel".

o----o Aktivität
 ●——● Helligkeitsswahl

Rechte Ordinate: Mittlere Aktivitätsmenge in 2 Stunden in % der in dieser Zeit im Mittel erreichbaren Aktivitätseinheiten.

Linke Ordinate: Helligkeitszonen der Lichtorgel in willkürlichen Einheiten.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

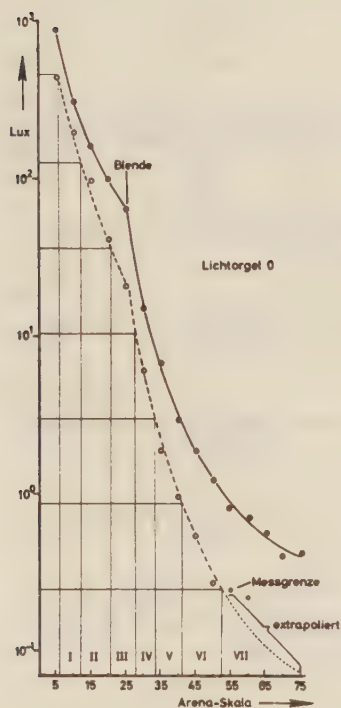


Abb. 20: Gefälle der Beleuchtungsstärke in der "direkten" Lichtorgel 0.

●—● in Luft

○----○ ca. 2 mm unter der Wasseroberfläche.

Ordinate: Beleuchtungsstärke in Lux.

Abszisse: Skala der Versuchsfläche. 1 Einheit = 2 cm. Die römischen Zahlen bezeichnen die Lichtklassen gleichen relativen Helligkeitsabfalles.

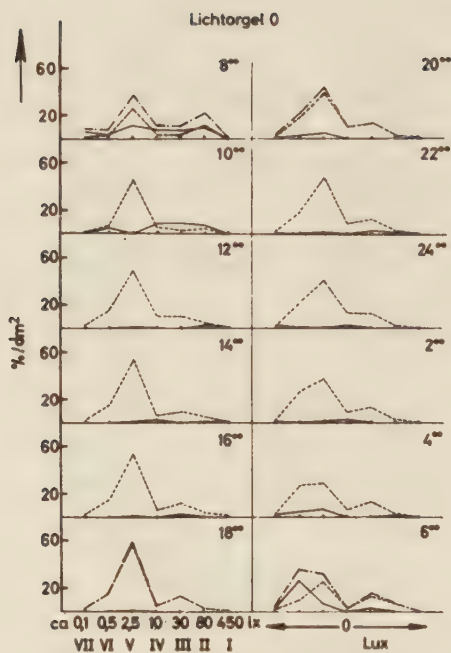


Abb. 21: Prozent-Häufigkeitsverteilung von 60 Tieren
während einer 24-stündigen-LD-Periode in der "direkten" Lichtorgel 0 (2./3.X.1963).

- Aktive Tiere
- Inaktive Tiere
- · - Gesamtheit aller Tiere

Ordinate: Häufigkeit der Tiere in % aller Versuchstiere pro dm^2 der Lichtklassen.

Abszisse: Lichtklassen etwa gleichen relativen Helligkeitsabfalles.

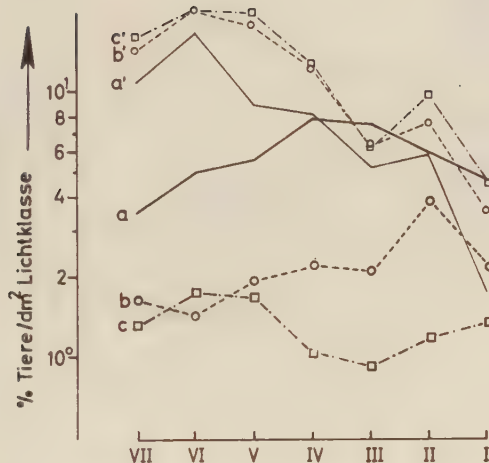


Abb. 22: Häufigkeitsverteilung in Lichtorgel 0.

(Geometrische Mittel von je 2 Ablesungszeiten).

a(') = 8⁰⁰ bis 10⁰⁰

b(') = 12⁰⁰ bis 14⁰⁰

c(') = 16⁰⁰ bis 18⁰⁰

a, b, c, = aktive Tiere

a', b', c' = inaktive Tiere

Ordinate: Häufigkeit der Tiere in % aller Versuchstiere pro dm² der Lichtklassen.

Abszisse: Lichtklassen etwa gleichen relativen Helligkeitsabfalles.

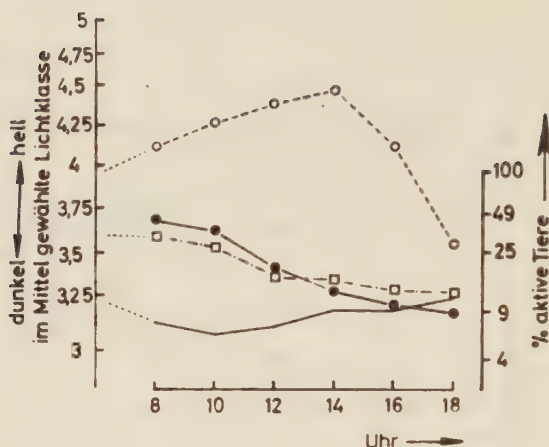


Abb. 23: Diurnale Verschiebung der im Mittel gewählten Helligkeit¹⁾ im Vergleich mit dem Aktivitätsmuster während der Hellphase in Lichtorgel 0.

1. ○-----○ aktive Tiere
 2. ————— inaktive Tiere
 3. □-----□ Summe aller Tiere
 4. ●-----● % aktive Tiere
- } Präferendum
- Aktivität

Linke Ordinate: Lichtklassen ⁽¹⁾ etwa gleichen relativen Helligkeitsabfalles.

Rechte Ordinate: Aktive Tiere in % aller Versuchstiere.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

¹⁾ Für diese Darstellung wurden die Lichtklassen nach hell gezählt (arabische Zahlen!), damit ohne Umrechnungen die relativen Änderungen der Helligkeitwahl auf der Ordinate abgelesen werden können.

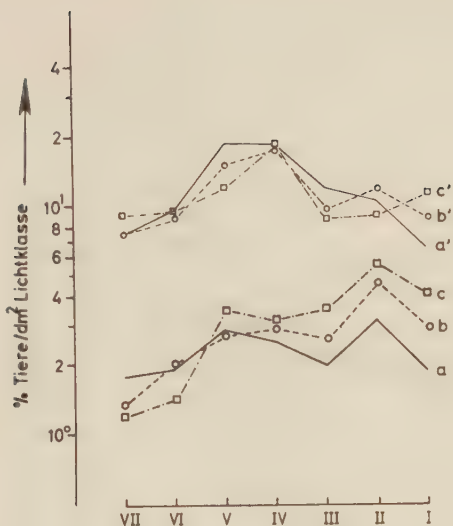


Abb. 24: Häufigkeitsverteilung in Lichtorgel I'. (Geometrisches Mittel von je 2 Ablesungen).

a(') = 20⁰⁰ bis 22⁰⁰

b(') = 24⁰⁰ bis 2⁰⁰

c(') = 4⁰⁰ bis 6⁰⁰

a, b, c = aktive Tiere

a', b', c' = inaktive Tiere

Ordinate: Häufigkeit der Tiere in % aller Versuchstiere pro dm² der Lichtklassen.

Abszisse: Lichtklassen etwa gleichen relativen Helligkeitsabfalles.

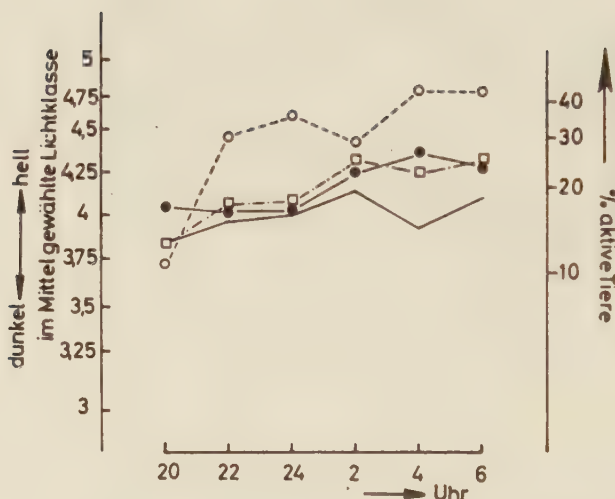


Abb. 25: Diurnale Verschiebung der im Mittel gewählten Helligkeit ¹⁾ im Vergleich mit dem Aktivitätsmuster während der Dunkelphase in Lichtorgel I'.

○----○ aktive Tiere
 ————— inaktive Tiere
 □-.-□ Summe aller Tiere
 ●——● % aktive Tiere

} Präferendum

Linke Ordinate: Lichtklassen ⁽¹⁾ etwa gleichen Beleuchtungsabfalles.

Rechte Ordinate: Aktive Tiere in % aller Versuchstiere.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

¹⁾ Vergl. Anmerkung bei Abb. 23

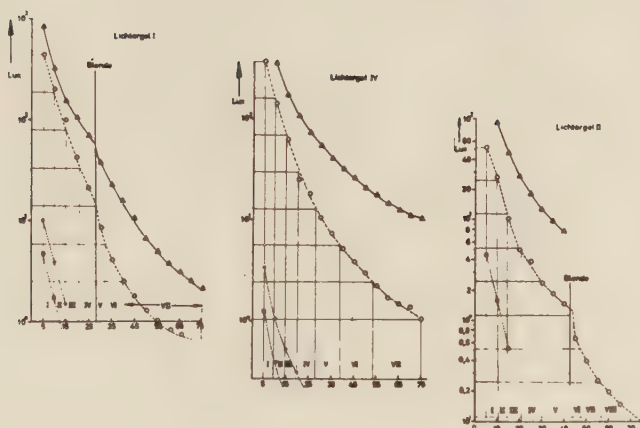
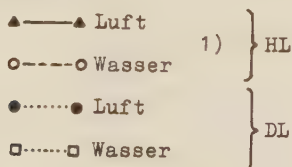


Abb. 26: Drei Gefälle der Beleuchtungsstärke in der "direkten" Lichtorgel bei 12-stündig wechselnder Ausgangsintensität.



Ordinate: Beleuchtungsstärke in Lux.

Abszisse: Skala der Versuchsfläche. 1 Einheit = 2 cm.

¹⁾ Wie bei Abb. 20. Weitere Erklärung im Text.

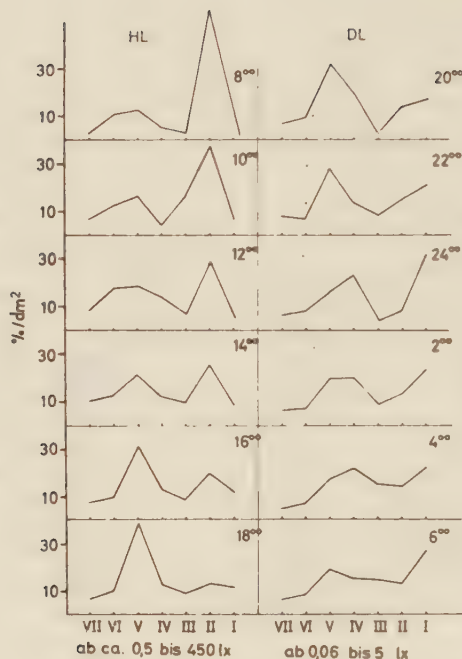


Abb. 27: Prozent-Häufigkeitsverteilung einer Gruppe (ca. 85 Tiere) zu den verschiedenen Tageszeiten in Lichtorgel I während einer 24-stündigen-HL-DL-Periode.

HL: Lichtgefälle am Tage 0,5 - 450 lx

DL: Lichtgefälle zur Nachtzeit 0,06 - 5 lx

Ordinate: Häufigkeit der Tiere in % aller Versuchstiere pro 1 dm^2 der Lichtklassen.

Abszisse: Lichtklassen etwa gleichen Beleuchtungsabfalles.

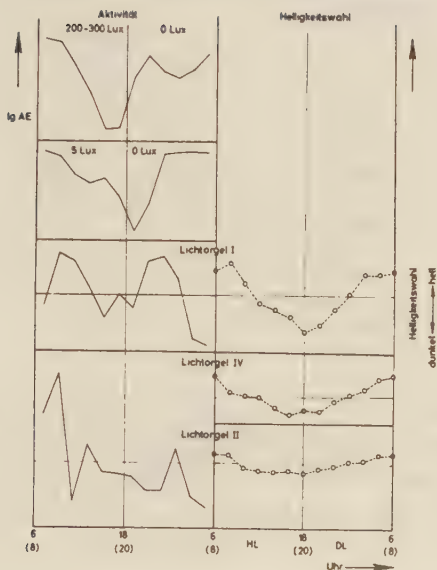


Abb. 28: Aktivitätsmuster und Wanderung zum Präferendum.

Erklärung im Text.

Linke Ordinate: Relative Aktivitätsmenge in willkürlichen Einheiten.

Rechte Ordinate: Relative Helligkeitsswahl (im Mittel gewählte Helligkeit in Lux).

Abszisse: Tageszeit (MEZ).

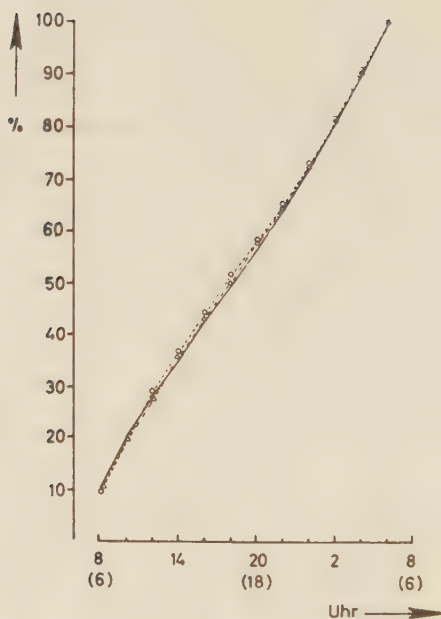


Abb. 29: Summenprozent-Kurven der mittleren Helligkeitswahlen zu den verschiedenen Tageszeiten in den Lichtorgeln I, II und IV nach Verrechnung auf gleiche Amplituden.

Lichtorgel

- - - - - ○ I
- II
- △ - . - . △ IV

Ordinate: Prozentsummen der mittleren Helligkeitswahlen.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

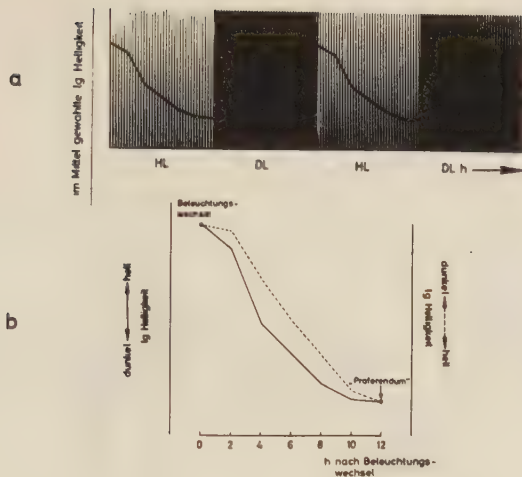


Abb. 30: Wanderung zum Präferendum bei 12/12-stündigem Phasenwechsel. Mittelwerte der Wahlen in den Lichtorgeln I, II und IV. Weitere Erklärung im Text.

a.) Mittelwerte der 24-stündigen Periodik zweimal hintereinander dargestellt.

Ordinate: Logarithmus der im Mittel gewählten Helligkeit in willkürlichen Einheiten.

Abszisse: Durch die Phasenwechsel bestimmte relative Tageszeit.

b.) Die mittlere Wanderungsgeschwindigkeit zum "Präferendum" zwischen zwei Phasenwechseln bei HL und DL in den drei Versuchsreihen der Lichtorgel I, II u. IV.

In HL ——— (negative bzw.

In DL - - - - positive Phototaxis)

Ordinate: Logarithmus der im Mittel gewählten Helligkeit in willkürlichen Einheiten.

Abszisse: Uhrzeit in Stunden nach den Phasenwechseln.

Weitere Erklärung im Text.

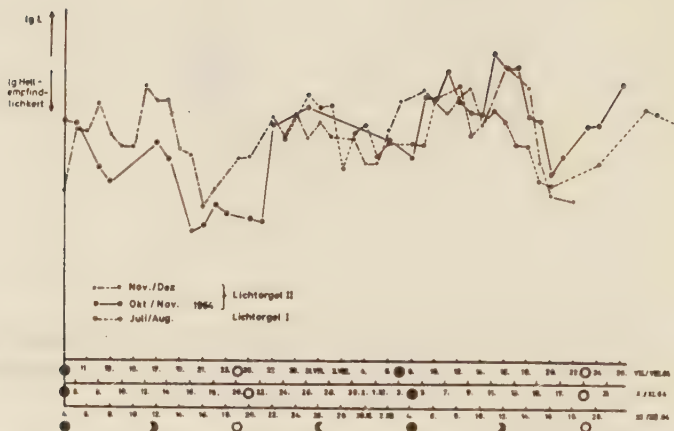


Abb. 31: Mittlere Helligkeitswahlen zwei Stunden nach Beginn der Hellphase während einiger Monate. Jeder Kurvenpunkt bedeutet die von 80 - 100 Tieren im Mittel gewählte Helligkeit.

Ordinate: Logarithmus der im Mittel gewählten Helligkeit in willkürlichen Einheiten.

Abszisse: Aufeinanderfolgende Tage während dreier Monate.

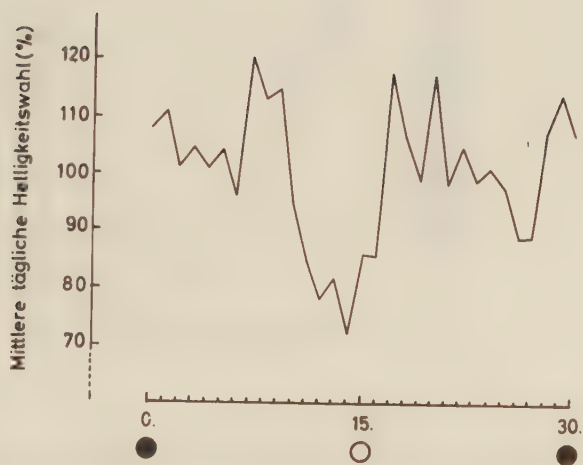


Abb. 32: Die nach der n-Methode synchronisierten täglich 2 Stunden nach Beginn der Hellphase ermittelten Helligkeitswahlen während der Monate Oktober bis Dezember 1964.

Ordinate: Helligkeitswahlen in willkürlichen Einheiten.
Für diese Darstellung wurde der arithm. Mittelwert der Kurve = 100% gesetzt.

Abszisse: Phasen des synodischen Mondmonats.

Weitere Erklärung im Text.

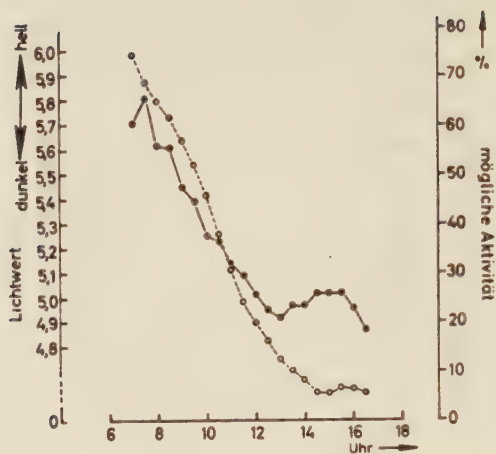


Abb. 33: Aktivität und mittlere Helligkeitswahlen von 12 Versuchstieren im 5-Tagemittel während der Hellphase eines 12/12-stündigen-LD-Tages in der projizierten Lichtorgel.

- mittlere Helligkeitswahl (5-gliedrige Ausgleichung).
- mittlere Aktivitätsmenge (4-gliedrige Ausgleichung).

Linke Ordinate: Helligkeitszonen der Lichtorgel in willkürlichen Einheiten.

Rechte Ordinate: Aktivitätsmengen in % der in zwei Stunden maximal möglichen Aktivitätsmenge.

Abszisse: Uhrzeit (MEZ).

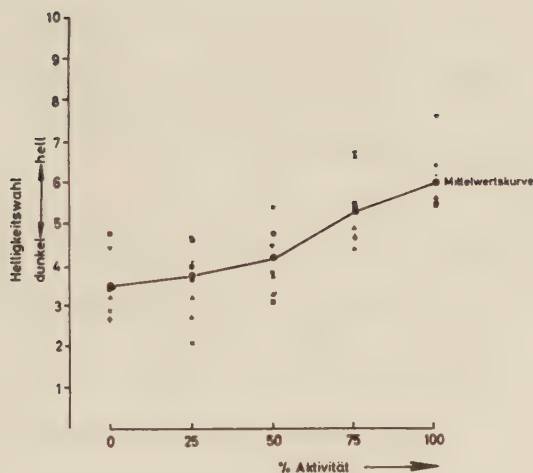


Abb. 34: Helligkeitswahlen von 8 Tieren im LL der projizierten Lichtorgel gemittelt über 7 Tage in Abhängigkeit von der relativen Aktivitätsmenge.

Ordinate: Helligkeitszonen der Lichtorgel in willkürlichen Einheiten.

Abszisse: Aktivitätsmenge in % der in 2 Stunden höchsten möglichen Aktivitätseinheiten.

Lebenslauf

Ich, Herbert Eberhard May, wurde am 13. Mai 1937 als Sohn des Kaufmanns Hans Herbert May und seiner Ehefrau Gudrun geb. Petasch in Dresden/Sachsen geboren. Ich habe die deutsche Staatsangehörigkeit.

Ab Herbst 1943 besuchte ich die Volksschule in Dresden bis zur Ausbombung am 13. Februar 1945. Erst ab 1946 konnte ich, weiterhin in Dresden, den regelmäßigen Volksschulbesuch bis zum Abschluß im Jahre 1951 fortsetzen. Ab Herbst 1951 besuchte ich die Oberschule Dresden Nord und bestand dort im Juli 1955 die Reifeprüfung. Anschließend bewarb ich mich ohne Erfolg für das Studium der Biologie an der Ernst-Moritz-Arndt-Universität in Greifswald. Auf meine Bewerbung hin wurde mir empfohlen, mich wegen meiner Zukunft an die örtliche Berufsberatung zu wenden. Im August 1955 flüchtete ich nach Westberlin und besuchte ein Jahr das Goethe-Gymnasium in Berlin - Wilmersdorf. Hier erhielt ich im Herbst 1956 die Anerkennung des Reifezeugnisses der SBZ.

Ab Wintersemester 1956/57 studiere ich in Göttingen Biologie, Chemie und Physiologie.

Seit Januar 1965 bin ich verheiratet und habe einen fünfmonatigen Sohn.

Göttingen, den 22. Mai 1966

Herbert May

Druck: A. Bothmann, Dissertationsdruck · 5 Köln-Sülz, Zülpicher Straße 220, Ruf 444152

